



Naturalis

Repositorio Institucional

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Variación dental y craneofacial en el norte de los Andes durante el Pleistoceno y el Holoceno : Su relevancia para la discusión de la colonización temprana de Sudamérica

Delgado, Miguel Eduardo

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Barrientos, Gustavo

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2015

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20150507001404>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

**VARIACIÓN DENTAL Y CRANEOFACIAL EN EL NORTE DE LOS
ANDES DURANTE EL PLEISTOCENO Y EL HOLOCENO.
SU RELEVANCIA PARA LA DISCUSIÓN DE LA COLONIZACIÓN
TEMPRANA DE SUDAMÉRICA**

MIGUEL EDUARDO DELGADO

Director: Dr. Gustavo Barrientos

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales.

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO**

-Marzo 2015-



*A mi familia por estar siempre a mi lado
en cada paso dado y sueño alcanzado,
y también en cada caída y pérdida
..... solo el amor permanece.*

En especial a ti que recién llegas y a ti que ya no estás.

AGRADECIMIENTOS

Demasiadas personas, afortunadamente, intervinieron de muchas formas posibles en el trabajo que abajo se presenta y que se inició hace 8 años a más de 5000 kilómetros de este lugar. Toda esta odisea me permitió ver el mundo de una forma completamente distinta y me ayudó a entender que mi hogar se expandió y mi familia creció de formas insospechadas. Con esto solo puedo decir que las letras plasmadas en este papel o cualquier otro gesto mío es en verdad poco para agradecer sinceramente a todas estas personas. En primer lugar quiero agradecer a Dios por permitir todo esto. Un especial agradecimiento a las instituciones que financiaron este trabajo y que hicieron posible su culminación: el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas CONICET de la República Argentina por medio de mi beca doctoral tipo I y II, y la Fundación Nacional de Investigaciones Arqueológicas Nacionales (FIAN) de la República de Colombia por el subsidio 409/2010 al proyecto “Patrones de diversidad morfológica y el poblamiento inicial del Norte de los Andes en el contexto Suramericano”. A Gustavo Barrientos “Gus” por aceptar dirigir este trabajo, por abrirme las puertas de su casa y ofrecerme su amistad, apoyo, guía, dedicación y sobre todo su paciencia. A Francisco Javier Aceituno (Universidad de Antioquia, Colombia) por su co-dirección durante mi beca así como por sus sugerencias, apoyo y aliento constante. A Cristóbal Gnecco, Franz Faust y Elisabeth Tabares (Universidad del Cauca, Colombia) por su amistad, ayuda y por aportar muchos granos de arena en mi formación académica y personal. Diferentes instituciones y personas permitieron muy amablemente el acceso a las diferentes colecciones empleadas en esta investigación: Emilio Piazini, Álvaro Bermúdez y Patricia Ramírez (Instituto Colombiano de Antropología e Historia y Museo Nacional de Colombia). Germán Peña (Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia). José Vicente Rodríguez (Universidad Nacional de Colombia). Neyla Castillo y Javier Aceituno (Universidad de Antioquia, Colombia), Héctor Pucciarelli y Mariano del Papa (Universidad Nacional de La Plata). Héctor y Cristina Pucciarelli, Marina Sardi, Claudio Bravi; Gustavo Politis, Ivan Perez y Jorge Crisci (Universidad Nacional de La Plata, Argentina) aclararon muchos aspectos, aportaron información importante e hicieron sugerencias a la presente investigación y me brindaron su apoyo y ayuda constante en diferentes procesos. Lorena L’Hereux me permitió usar material inédito de varios sitios del sur de Sur América entre ellos Pali-Aike, Cerro Sota, Cañadón Leona y Orejas de Burro. Muchos investigadores tuvieron que soportar mis constantes correos con muchas preguntas gracias por toda su ayuda y paciencia!! Rolando González-José, Sol de Azevedo, Silvia Dahinten, Carolina Paschetta (Centro Nacional Patagónico, Argentina), Tito Cocilovo, Silvia Valdano y Hugo Varela (Universidad de Rio Cuarto, Argentina), Ivan Perez, Marina Sardi, Laura Miotti, Gustavo Politis, Luciano Prates, Claudio Bravi, (Universidad Nacional de La Plata); Ramiro Barberena,

Leandro Luna, Claudia Aranda, Rafael Goñi, Lorena L'Hereux, Dario Demarchi. Gracias a Luciana Catella por su ayuda con algunos mapas y análisis espaciales. A mis compañeros de laboratorio, becarios y amigos por todos los momentos Luciana, Vir Lynch, Natu, Ivan, Camila, Fernando, Jorge, Cecilia, Fede, Gabbi, Niki, Michael. Un agradecimiento especial a mi familia aquí en la Argentina Daf, Fabri, Karen, Alberto, Fercho, Jake, Pao, Caro, Nasa, Vivi y muchos más por literalmente cumplir funciones familiares y por el cariño. Richard Scott (University of Nevada Reno, USA) y Christy G Turner II (Arizona State University, USA) proporcionaron muchos datos inéditos de sus investigaciones. Quiero dar un especial agradecimiento a los jurados de la presente tesis Dr. Leandro Luna, Dra. Marina Sardi y Dra. Laura Miotti por sus oportunos comentarios y sugerencias. Marina Sardi en particular aportó críticamente desde el inicio de esta investigación y sus sugerencias son muy apreciadas. En Colombia a mis amigos que siempre me apoyaron y brindaron momentos Yon, Mauricio, Alfredo, Fausto, Fabián, Javier, Pablo. Finalmente a mi familia sin ellos no hubiese podido salir a ver el mundo.... A ti viejo que aunque ya no estás sigues siendo parte fundamental de todo esto, a ti vieja por todo tu amor y entrega siempre, a ti pechi y sarita por todo su amor, ayuda y fortaleza y por hacerme sonreír, a ti Andrea por compartir la vida con migo por permitirme ser tan feliz a tu lado y por darme el mejor regalo tu Danita nada de esto tendría sentido si no estuvieses aquí siendo el motor, mi fe, mi apoyo, mi luz, mi felicidad eterna, mi todo y más que eso te amo. A todos un gracias siempre.....

RESUMEN

En la presente tesis se presentan los resultados del estudio bioarqueológico de los patrones de diversidad morfológica en muestras de poblaciones humanas, ampliamente distribuidas en un sentido espacial y temporal, que ocuparon el Norte de los Andes (actual territorio de la República de Colombia) durante el Pleistoceno final y el Holoceno. Dicha área es clave para abordar tanto el ingreso inicial de grupos humanos al subcontinente como la microevolución ocurrida a lo largo del Holoceno debido a su posición geográfica, marcada diversidad ambiental y paisajística y al completo y detallado registro arqueológico y paleoambiental. Así, se espera, entre otras cosas, aportar información relevante para la mejor comprensión del proceso de poblamiento y dispersión, a escala regional y continental, y sobre la evolución morfológica y poblacional. En este contexto los objetivos que articularon la presente investigación fueron: 1) estudiar la cantidad, origen y fuentes de la variación fenotípica en muestras diacrónicas del área de estudio a nivel intra e intergrupar; 2) poner a prueba un conjunto básico de hipótesis derivadas del modelo más simple de poblamiento y microevolución en el área de estudio y 3) establecer comparaciones con muestras extrarregionales, en una escala continental, con el fin de discutir aspectos del poblamiento inicial de Sudamérica. La información analizada provino del relevamiento de diferentes tipos de variables entre ellas medidas lineales así como basadas coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* en 2D a nivel craneofacial y rasgos no-métricos de la dentición. En forma complementaria se obtuvieron otras variables de tipo climático, geográfico y de dieta en el contexto regional así como variables fenotípicas (craneométricas y dentales) de grupos extrarregionales que fueron incorporadas en los análisis estadísticos desarrollados. Los mismos consistieron en una serie de pruebas uni, bi y multivariadas desde dos enfoques denominados *model free* donde se emplearon técnicas descriptivas, correlacionales y exploratorias y otro *model bound* donde se usaron básicamente métodos que se basan en supuestos genético-poblacionales.

A nivel intrarregional y a partir de los resultados obtenidos puede decirse que 1) la evidencia morfológica analizada -considerada en conjunto- sugiere que el poblamiento inicial del área de estudio fue resultado del ingreso de una única población, relativamente homogénea desde un punto de vista fenotípico y que este patrón de variación morfológica se mantuvo relativamente estable durante varios milenios desde el Pleistoceno final hasta mediados del Holoceno. Diferencias entre muestras tempranas de cronología similar de las Cordilleras Oriental y Central alerta sobre escenarios más complejos que el que aquí se presenta. 2) entre 10,000 y 3500/2500 años AP, el norte de los Andes estuvo habitado por poblaciones locales descendientes de una única población fundadora, que habrían experimentado en general, un bajo grado de diferenciación probablemente como resultado de aislamiento y consecuentemente de tasas

relativamente bajas de flujo génico. Aún así cierta diversificación ocurrida durante el Holoceno medio vinculada probablemente con eventos paleoclimáticos indica que la dinámica de expansión poblacional no es exclusiva del Holoceno tardío. El cambio morfológico más marcado, que involucra tanto al esqueleto craneofacial como a la dentición, parece coincidir temporalmente y en términos generales con un proceso mayor -desde un punto de vista cultural y demográfico- como es la dispersión de la agricultura intensiva en la región. Aún así la naturaleza del proceso de expansión agrícola en la región, sobre todo de la agricultura intensiva, no resulta del todo clara, pero en algunas áreas tales como el Altiplano Cundiboyacense parece haber implicado el arribo de nuevas poblaciones con patrones de diversidad morfológica muy diferentes a los preexistentes. 3) si bien la divergencia morfológica vista en momentos tardíos no puede ser explicada exclusivamente por la acción de factores estocásticos (mutación y deriva) sino también por el papel de procesos direccionales como la selección y la plasticidad fenotípica promovidos probablemente por cambios ambientales, en la economía de subsistencia y la tecnología empleada para procesar los alimentos resulta claro que el cambio morfológico observado se relaciona probablemente con el ingreso de grupos extrarregionales con distintos patrones de diversidad. 4) existe ausencia de estructura geográfica en los patrones de diversidad fenotípica en la región de estudio para los grupos tardíos lo cual es compatible con la idea de una población que se expandió en gran parte del territorio del norte de los Andes en un lapso corto de tiempo, menor al necesario para el desarrollo de una clara estructuración geográfica de la variación. A nivel continental los análisis muestran que 1) la cantidad de diversidad durante el Holoceno temprano/medio es de escasa magnitud lo cual se infiere a partir de la poca diferenciación vista entre grupos anteriores al 7000 ^{14}C AP. 2) existen diferencias importantes en la diversidad craneofacial en momentos anteriores y posteriores a los 5000 años AP. 3) el grado de regionalización de la variación dental en América -que se configura espacialmente en forma lenta debido a la estabilidad evolutiva de los rasgos discretos- sugiere tiempos de ingreso anteriores a los indicados por algunos modelos (v.g. Clovis *first* y de una única oleada desde la evidencia molecular). 4) existe cierta tendencia geográfica en la distribución de la diversidad morfológica craneal y dental que podría indicar eventualmente vías de desplazamiento a lo largo del continente por las costas Pacífica y Atlántica.

El escenario de poblamiento regional que emergen del estudio de la evidencia morfológica, en articulación con la evidencia arqueológica y paleoambiental, indican el ingreso de cazadores-recolectores tempranos al norte de los Andes a fines del Pleistoceno, con mayor probabilidad hacia los 11,000 años ^{14}C AP aunque no puede descartarse la ocurrencia de una fase previa de exploración de menor visibilidad arqueológica (ca. 13,000-12,000 años ^{14}C AP). Si bien no se dispone de restos óseos humanos para la fase inicial del poblamiento y de áreas diversas al

interior del Norte de los Andes, la evidencia morfológica disponible a nivel craneofacial y dental correspondiente al Holoceno temprano/medio (10,000-7000 años ^{14}C AP), sugiere la existencia de una única población fundadora relativamente diversa, con un patrón morfológico craneofacial afín al denominado paleoamericano o al extremo generalizado del vector morfológico americano cuyo complejo dental muestra la preponderancia del patrón Sinodonte. La diferenciación relativa entre grupos tempranos de la Cordillera Oriental y el valle del río Porce indica que probablemente hubo mayor diversidad durante momentos tempranos compatible con una hipotética diferenciación intrarregional de la población fundadora o alternativamente más poblaciones fundadores dispersas por diferentes escenarios ambientales. Aparte el conjunto de la evidencia indica la existencia de un proceso microevolutivo local no influenciado por altas tasas de flujo génico a partir de poblaciones extrarregionales desde el Pleistoceno final hasta el Holoceno medio y tardío inicial. A partir del comienzo del Holoceno tardío final (*ca.* 2500 años ^{14}C AP), ocurre un cambio significativo en la morfología ósea craneofacial y dental, coincidente probablemente con la dispersión de la agricultura intensiva. Dicho cambio puede estar implicando también la dispersión de una población de origen extraregional así como el surgimiento de adaptaciones relacionadas con cambios en la dieta. Durante este momento también se observan procesos de estructuración espacial y cultural de la diversidad biológica, incremento de rasgos especializados así como el surgimiento de restricciones culturales al contacto entre grupos y de marcadores culturales como la deformación craneana artificial.

ABSTRACT

This dissertation presents a bioarchaeological study on the patterns of phenotypic diversity among archaeological-derived samples, scattered in a spatial and temporal sense that inhabited the northwestern corner of South America (much of the current Colombia territory), which given its geographical position and its environmental diversity and the detailed archaeological and paleoenvironmental record represents a key region to address the study of the initial human expansion into the subcontinent as well as the microevolution occurred throughout the Holocene. Taking this into account, it is expected to contribute reliable information on the early peopling process, at both regional and continental scales, and the identification of the multiple sources of morphological diversity at the intraregional level. Within this context the aims of the present investigation are: 1) to study the origin, magnitude and sources of phenotypic diversity among diachronic samples at between and within population levels; 2) to test several hypotheses related to the simplest peopling and microevolutionary scenario and 3) integrating extraregional samples to discuss key aspects on the late Pleistocene/early Holocene South American peopling process at a continental scale. The data set collected, related to different kinds of morphological variables, consists of craniometric (*i.e* Howell variables) and landmark coordinates data plus dental non-metric traits. Other kinds of evidences related to climatic, geographic and dietary variables as well as phenotypic information from extraregional samples from the early and late Holocene also were incorporated. Several statistical tests were performed using two different methodological approaches the so-called *model free* using descriptive, correlational and exploratory techniques and the *model bound* based on assumptions derived from the quantitative genetic theory.

At the intra regional level and taking into account the results obtained, I can state that: 1) the available phenotypic data – take together– suggest that the initial peopling of the study area is a process that involved a sole founding population with limited biological diversity and with a morphological pattern that remained stable since the final Pleistocene until the middle Holocene. Differences emerged from the comparison of early samples from the Central and Eastern cordilleras indicates more complex scenarios that here envisaged; 2) between *ca.* 10,000-6000 BP the northern Andean area was inhabited by local populations, descendent from a only one source population, relatively few differentiated with high rates of intraregional gene flow. Despite this the morphologic diversification viewed during the middle Holocene probably related to paleoclimatic events reveals complex population dynamics during such time frame (*i.e.* between 6000-4000 ¹⁴C YBP). The marked morphological change viewed during the late Holocene that involved both the craniofacial structures and the dentition is in a temporal sense related with a wide process, from a cultural and demographic standpoint, such as the dispersion

of an agricultural way of life focused albeit not exclusively on maize, cucurbitaceas and highland tubers. Yet in the region the nature of the agricultural expansion, mainly the intensive agriculture, is not a clear process but in some regions such as the Cundiboyacense high plain seems to be related to the entry of new populations with distinct morphological patterns; 3) if well the diversity displayed by the chronologic samples cannot be explained exclusively by the action of random process such as mutation and drift but selection and phenotypic plasticity it is clear that the remarkable divergence viewed is likely related to the expansion of agricultural populations within the region; 4) the absence of spatial structure of the patterns of phenotypic variation between late samples is in agreement with the rapid expansion of one founding population. At a continental level 1) the analyses show consistently low biological diversity in America during the Early/mid- Holocene and therefore high phenotypic similarities before 7000 AP; 2) occurred important craniofacial changes during the middle Holocene in South America; 3) the degree of regionalization exhibited by the dental morphology, conservative in an evolutionary context regarding the craniofacial phenotype, suggest a early human entry to the Americas (*i.e.* older than 11,500 ^{14}C YBP) incompatible with the assumptions of the Clovis-first scenario; 4) the geographic patterns of the craniofacial and dental diversity suggest a trend likely related with a coastal expansion by both Pacific and Atlantic coasts.

The peopling/microevolutionary scenario emerged on the basis of the study of the morphological evidence articulated with the archaeological and paleoenvironmental record indicates a north Andean peopling process started during the late Pleistocene likely *ca.* 11,000 ^{14}C years BP, although it is not possible discards the occurrence of a previous entry with less archaeological visibility (*ca.* 12,000-13,000 ^{14}C years BP). Despite human skeletal remains belonging to the initial peopling phase and other areas apart of the Sabana de Bogotá are not available, the morphological evidences recovered from early/middle Holocene archaeological contexts (10,000/7000 ^{14}C years BP) suggest the existence of only one founding population with low levels of biological variation, with a craniofacial pattern similar to the paleoamerican or the generalized extreme of the American morphological vector and with typical Amerindian dental traits. The scarcity of human remains in regions apart of the Cundiboyacense high plain as well as their differential preservation precludes for the time being know the degree of geographic differentiation reached by the populations derived of one founding stock. However, the differentiation viewed between early samples from the eastern and central Cordilleras reveals more variation compatible with more than one source population or alternatively with intraregional geographical structuring of the founding population. The overall evidence suggests a local microevolutionary process uninfluenced by high rates of extraregional gene flow since the final Pleistocene until the middle Holocene and initial late Holocene. By 2500 ^{14}C years BP

a different scenario emerges, that is, the change in the dental and craniofacial morphology coincident with the expansion of specialized agriculture centered, but not exclusively, on several cultigens among them maize, cucurbitaceas and beans. Such change may involve the dispersion of extraregional population. Since this moment are evident processes of biological and cultural spatial structuring, increase of specialized dental and craniofacial traits, the emergence of both cultural restrictions to gene flow, socio-economical complexity as well markers of social status such as artificial cranial deformation.

ÍNDICE

Resumen		v
Abstract		viii
PRIMERA PARTE: INTRODUCCIÓN AL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN		
I	INTRODUCCIÓN.....	1
I.1	Presentación del problema.....	1
I.2	Estructura general del trabajo.....	2
II	LA REGIÓN DE ESTUDIO: SU DIVERSIDAD Y EVOLUCIÓN CLIMÁTICA Y ECOLÓGICA.....	4
II.1	<i>Diversidad climática y ecológica actual.....</i>	4
II.1.1	<i>Ecorregión Amazonía.....</i>	4
II.1.2	<i>Ecorregión Andina.....</i>	5
II.1.3	<i>Ecorregión Orinoquía.....</i>	6
II.1.4	<i>Ecorregión Caribe.....</i>	6
II.1.5	<i>Ecorregión Pacífica.....</i>	7
II.1.6.	<i>Variación climática por zonas de vida.....</i>	8
II.2.	<i>Paleoecología y reconstrucciones paleoambientales para los últimos 18,000-20,000 años ¹⁴C AP.....</i>	11
II.2.1.	<i>Periodo Post-Ultimo Máximo Glacial ca. 20,000 – 12,000 años ¹⁴C AP...</i>	12
II.2.2.	<i>Frontera Pleistoceno/Holoceno ca. 12,500-8000 años ¹⁴C AP.....</i>	14
II.2.3.	<i>Periodo Holoceno medio ca. 8000-4000 años ¹⁴C AP.....</i>	15
II.2.4.	<i>Periodo Holoceno tardío 4000-500 años ¹⁴C AP.....</i>	17
III	LA DISPERSIÓN DE LOS HUMANOS MODERNOS EN AMÉRICA A FINALES DEL PLEISTOCENO.....	21
III.1	<i>La Arqueología del poblamiento inicial de América.....</i>	22
III.1.1	<i>Clovis primero.....</i>	22
III.1.2	<i>Ruta de Migración Costera.....</i>	24
III.1.3.	<i>Migración pre-Último Máximo Glacial.....</i>	25

III.1.4.	<i>Modelo del Corredor Nor-Atlántico.....</i>	25
III.1.5.	<i>El Consenso Actual.....</i>	26
III.1.6	<i>El registro arqueológico temprano de Sudamérica.....</i>	27
III.2	<i>La bioantropología del poblamiento inicial de América: modelos continentales.....</i>	30
III.2.1.	<i>Origen Asiático Reciente o Out-of-Asia.....</i>	30
III.2.2.	<i>Modelo de los dos componentes biológicos o del origen dual para los Nativos Americano.....</i>	34
III.2.3.	<i>Modelo de una única población fundadora.....</i>	36
III.2.4.	<i>Flujo Génico Recurrente.....</i>	40
III. 2.5.	<i>El aporte del ADN antiguo.....</i>	41
III.3.	<i>La bioantropología del poblamiento inicial de América: modelos regionales.....</i>	43
IV	EL POBLAMIENTO TEMPRANO DEL NORTE DE LOS ANDES: SU CONTEXTO ARQUEOLÓGICO Y BIOANTROPOLÓGICO...	49
IV.1	<i>El contexto arqueológico.....</i>	50
IV.1.1.	<i>El registro arqueológico temprano del Noroccidente de Sudamérica.....</i>	50
IV.1.2	<i>Secuencias de fechados radiocarbónicos.....</i>	54
IV.1.3.	<i>Relaciones interregionales.....</i>	57
IV.2.	<i>El contexto bioantropológico.....</i>	59
IV.2.1.	<i>La evidencia genética.....</i>	59
IV.2.2.	<i>La evidencia morfológica.....</i>	63
V.	OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	71
V.1.	<i>Objetivo General.....</i>	71
V.2.	<i>Objetivos Específicos.....</i>	71
V.3.	<i>Hipótesis.....</i>	71

**SEGUNDA PARTE. EL ESTUDIO DE LOS PATRONES DE
DIVERSIDAD MORFOLÓGICA EN EL NORTE DE LOS ANDES**

VI.	MATERIALES: MUESTRAS OSTEOLÓGICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO Y MATERIAL COMPARATIVO EXTRARREGIONAL	73
VI.1.	<i>La Muestra: Aspectos Generales y Limitaciones</i>	74
VI.1.1	<i>Composición de las Muestras del Norte de los Andes</i>	80
VI.1.1.1	<i>Frontera Holoceno temprano/medio (ca. 10,100-6000 años ¹⁴C AP)</i>	80
VI.1.1.2	<i>Holoceno medio (ca. 5000-3800 años ¹⁴C AP)</i>	83
VI.1.1.3	<i>Holoceno tardío inicial (ca. 3500-2500 años ¹⁴C AP)</i>	84
VI.1.1.4	<i>Holoceno tardío final (ca. 2400-300 años ¹⁴C AP)</i>	85
VI.2.	<i>Muestras del resto de Sudamérica</i>	99
VI.3.	<i>Muestras comparativas investigadas</i>	102
VI.3.1	<i>Craneometría</i>	102
VI.3.2	<i>Morfología Dental</i>	107
VII.	MORFOLOGÍA CRANEOFACIAL (I): ANÁLISIS CRANEOMÉTRICOS A ESCALA REGIONAL	111
VII.1.	<i>Introducción</i>	111
VII.2.	<i>Materiales y Métodos</i>	115
VII.3.	<i>Análisis preliminares</i>	116
VII.4	<i>Métodos</i>	121
VII.4.1	<i>Enfoque model free</i>	121
VII.4.2	<i>Enfoque model bound</i>	127
VII.5.	<i>Resultados y discusión</i>	134
VII.5.1.	<i>Análisis preliminares</i>	134
VII.5.2.	<i>Model free: Historia poblacional Holocénica del Norte de los Andes....</i>	145
VII.5.3.	<i>Model bound: Estructura poblacional Holocénica del Norte de los Andes</i>	171
VII.5.4.	<i>Modelos de poblamiento y microevolución para el Norte de los Andes...</i>	184

VIII.	MORFOLOGÍA CRANEOFACIAL (II): ANÁLISIS CRANEOMÉTRICOS A ESCALA CONTINENTAL.....	187
VIII.1	<i>Materiales y Métodos.....</i>	187
VIII.2.	<i>Resultados y discusión.....</i>	188
IX.	MORFOLOGÍA CRANEOFACIAL: ANÁLISIS MORFOGEOMÉTRICOS.....	214
IX.1.	<i>Introducción.....</i>	214
IX.2	<i>Materiales y Métodos.....</i>	217
IX.2.1	<i>Variables de forma.....</i>	219
IX.2.2	<i>Métodos estadísticos morfogeométricos.....</i>	222
IX.2.2.2.	<i>Depuración, análisis descriptivos y exploratorios.....</i>	222
IX.2.2.3.	<i>Métodos genético-cuantitativos.....</i>	225
IX.3	<i>Resultados y discusión.....</i>	225
IX. 3.1	<i>Métodos descriptivos y exploratorios.....</i>	225
IX. 3.2	<i>Resultados de los análisis genético-poblacionales.....</i>	253
X.	MORFOLOGÍA DENTAL: ANÁLISIS DE CARACTERES NO MÉTRICOS.....	258
X.2.	<i>Materiales y Métodos.....</i>	260
X.2.1	<i>Depuración y análisis preliminares.....</i>	262
X.2.2.	<i>Análisis multivariados.....</i>	264
X.3.	<i>Resultados y discusión.....</i>	268
X.3.1	<i>Enfoque regional.....</i>	268
X.3.2	<i>Enfoque continental.....</i>	290

TERCERA PARTE. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

XI	DISCUSIÓN GENERAL.....	302
<i>XI.1</i>	<i>Contrastación de hipótesis.....</i>	<i>302</i>
<i>XI.2</i>	<i>Hacia un modelo de poblamiento y microevolución para el Norte de los Andes.....</i>	<i>320</i>
XII.	CONSIDERACIONES FINALES.....	323
	BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	325

PRIMERA PARTE. INTRODUCCIÓN AL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

I. INTRODUCCIÓN

I.1 Presentación del problema

El objetivo de este trabajo es presentar y discutir los resultados de una investigación orientada al estudio de los patrones temporales y espaciales de variación morfológica, a nivel dental y craneofacial, de muestras de restos humanos procedentes del Norte de los Andes (actual territorio de la República de Colombia). El propósito último de dicha investigación ha sido aportar información relevante para la comprensión del proceso de poblamiento, tanto a escala regional como continental, mediante el estudio de los patrones de variación fenotípica en rasgos craneofaciales (continuos) y dentales (no-métricos) de muestras diacrónicas y geográficamente diferenciadas del área. En este sentido, se considera que el estudio de la variación fenotípica de muestras de poblaciones humanas prehispánicas de Colombia, en articulación con otras líneas de evidencia, resulta de gran importancia para la discusión del poblamiento temprano de Sudamérica así como del proceso microevolutivo ocurrido a lo largo del Holoceno.

A este respecto, cabe señalar que, durante los últimos años, se han propuesto diferentes hipótesis y modelos acerca del poblamiento y evolución posterior de las poblaciones sudamericanas. Sin embargo, los mismos resultan difíciles de evaluar en una escala continental, ya que varias regiones importantes para esta discusión han sido poco investigadas desde un punto de vista bioarqueológico. Una de tales áreas clave, escasamente abordada de manera integral desde esta perspectiva, ha sido el extremo noroccidental de Sudamérica, que comprende el actual territorio Colombiano. Debido a su posición geográfica y al detallado registro arqueológico y paleoambiental, el conocimiento bioarqueológico de esta zona resulta crucial para el logro de una mayor y mejor comprensión de los procesos implicados en el ingreso inicial y posterior evolución de las poblaciones humanas que habitaron Sudamérica en épocas prehispánicas.

Un trabajo como el que aquí se presenta, si bien responde a intereses descriptivos, correlacionales y explicativos, refleja los resultados de una investigación planteada, principalmente, en modo exploratorio. Esto es así debido a dos razones fundamentales. Por un lado se acepta que, en general, toda investigación centrada en la descripción y explicación de patrones espaciales y temporales de variación morfológica se realiza a partir del uso de muestras de restos humanos, respecto de las cuales se ignoran aspectos fundamentales de sus mecanismos de formación. En efecto, tanto en éste como en otros estudios similares, existe una gran incertidumbre acerca de la naturaleza de los vínculos existentes entre las propiedades de las

muestras empleadas (v.g. cronología, composición sexual y etárea, distribución de las variables morfológicas de interés) y las propiedades dinámicas de las poblaciones humanas –en rigor, linajes en evolución– de las cuales derivan. Por el otro, se parte del reconocimiento de que los patrones detectables poseen un grado no determinado –pero probablemente alto– de equifinalidad (*i.e.* la posibilidad de que un mismo patrón sea causado por múltiples mecanismos o procesos alternativos), un aspecto al cual no se le ha prestado, aún, la necesaria atención en la literatura especializada. Esto indica que los estudios encaminados a discutir los patrones de dispersión y la evolución biocultural humana empleando el registro bioarqueológico deben tomar en cuenta los sesgos mencionados para sugerir interpretaciones más coherentes con la naturaleza de la evidencia abordada. Es decir se pretende conocer hasta qué punto la evidencia, en este caso los patrones de variación biológica obtenidos del estudio de restos óseos humanos ampliamente dispersos en el tiempo y en el espacio, permite abordar aspectos complejos como la historia y estructura poblacional prehispánica.

En función de lo expresado precedentemente, se espera que los resultados que aquí se presentarán y discutirán: a) contribuyan a ordenar el estado de la cuestión en la región de estudio, b) permitan la evaluación de ciertas ideas y, sobre todo, c) sirvan como una línea de base para el planteamiento de investigaciones más específicas a realizar en el futuro, así como para el desarrollo de formas más sofisticadas de explicación que tomen en cuenta los problemas inherentes a la formación de las muestras bioarqueológicas y a la equifinalidad en los procesos conducentes a la formación de patrones observables en los datos.

1.2 Estructura general del trabajo

Para el logro de los objetivos propuestos, el presente trabajo se organiza en 12 capítulos, distribuidos en tres secciones. La primera parte –orientada a la presentación del problema–, además de esta introducción, comprende los capítulos II a V. En el capítulo II se describe la diversidad ambiental actual del territorio colombiano, con énfasis en el área andina, al tiempo que se presentan los datos paleoambientales más relevantes algunos de ellos empleados en los análisis. En el capítulo III se detallan los aspectos básicos de los principales modelos arqueológicos y bioantropológicos referidos al poblamiento temprano o inicial de América, mientras que en el capítulo IV se describen los antecedentes más sobresalientes de las investigaciones arqueológicas y bioantropológicas llevadas a cabo en el territorio colombiano en torno al problema del poblamiento temprano de la región y la evolución poblacional. En el capítulo V, finalmente, se explicitan las hipótesis de trabajo cuya evaluación se realiza en la siguiente sección de la tesis.

La segunda parte se inicia con el capítulo VI, en el cual se expone la distribución, composición, asociación contextual y principales características de las muestras de restos humanos empleadas

en el estudio. En los capítulos VII y VIII se presentan y se discuten los resultados de los estudios de craneometría tradicional efectuados en dos niveles de análisis: regional y continental, respectivamente. En el capítulo IX se lleva a cabo la exposición y discusión de los resultados de los análisis de morfometría geométrica realizados con muestras de la región y, en el capítulo X, se efectúa la descripción y discusión de los resultados de los análisis de rasgos dentales no métricos en el marco de las escalas espaciales analizadas –regional y continental–. Los capítulos VII a X incluyen, asimismo, una descripción y discusión de los fundamentos teórico-metodológicos que sustentan cada uno de los análisis y enfoques empleados.

La tercera y última parte incluye la discusión general de los resultados obtenidos (capítulo XI), que se evalúan en relación con las hipótesis de trabajo formuladas en el capítulo V de la primera parte; esta discusión concluye con la proposición del modelo más parsimonioso acerca de a) las probables características de la población fundadora que ingresó al área de estudio durante el Pleistoceno, b) la trayectoria evolutiva seguida por la misma a lo largo del Holoceno y c) de las vinculaciones con las poblaciones tempranas de otras regiones del continente. Por último, en el capítulo XII se realiza una síntesis del trabajo, proponiéndose las posibles líneas de investigación a seguir en el futuro incluyendo los avances en la explicitación y control de los sesgos mencionados inicialmente referentes a la naturaleza del registro bioarqueológico.

II. LA REGIÓN DE ESTUDIO: SU DIVERSIDAD Y EVOLUCIÓN CLIMÁTICA Y ECOLÓGICA.

II.1. Diversidad climática y ecológica actual

El Noroccidente de Sudamérica, comprendido por el territorio actual de Colombia, es un área muy diversa en términos ambientales la cual posee una superficie aproximada de 2.070.408 km² (Figura 2.1). El territorio continental está enmarcado dentro de los 12° 30'40" latitud norte (Punta Gallinas, Guajira) y los 4° 13'30" latitud sur (confluencia de la Quebrada San Antonio y el río Amazonas) y entre 66° 50'54" longitud oeste del meridiano de Greenwich en el río Negro o Guainía (frente a la llamada Piedra del Cocuy) y 79° 01'23" al oeste de dicho meridiano, en punta Manglares (Departamento de Nariño). De acuerdo con diferencias específicas en relieve, clima, vegetación y tipo de suelo, Colombia se divide a en seis diferentes regiones naturales o ecoregiones, donde dichas diferencias fisiográficas crean variaciones climáticas dramáticas a lo largo del gradiente altitudinal, produciendo paisajes bastante diversos (Figura 2.2). Diferencias en la exposición solar, precipitación y tipos de suelos producen un mosaico vertical marcadamente diferente, así como paisajes angostos, excepto en el Amazonas, donde los ecosistemas son substancialmente amplios (Gnecco y Aceituno, 2006). Las ecorregiones de Colombia son: 1) Amazonía, 2) Andina, 3) Orinoquía, 4) Caribe, 5) Pacífica y 6) Insular.:

II.1.1. Ecorregión Amazonía (Figura 2.1). Es una vasta región ondulada, constituida por rocas sedimentarias del terciario, la cual está ubicada entre los 4° 10' latitud sur y 4° 05' latitud norte y entre los 76° 16' y 66° 50' longitud oeste y el límite con Venezuela y Brasil, con una superficie aproximada de 300,092.7 km² (el 30%, aproximadamente, del territorio Colombiano) y con elevaciones que oscilan entre los 80 y 2800 msnm (Sierra de la Macarena). A su vez esta ecorregión se subdivide en 4 subregiones: Amazonas-Putumayo, Caquetá-Vaupés-Guaviare, Guainía y Macarena-Chiribiquete. La vegetación de la planicie Amazónica se distribuye, en términos de la diversidad paisajística, en tres grupos selva densa correspondiente a los interfluvios de los ríos Caquetá, Amazonas, Putumayo y Apaporis; selvas densas y sabanas de terrazas y superficies de erosión y colinas altas del río Vaupés y selvas mixtas de bosques y sabanas de la región de Guainía. En las mesetas, el factor topográfico influye en la distribución de la vegetación. Respecto a la biodiversidad, la ecorregión Amazónica es una de las zonas más diversas de Colombia junto con la Pacífica, ya que posee más de 5400 especies de plantas superiores, 147 especies de reptiles, 868 de aves, 95 de anfibios y 210 de mamíferos. El relieve varía en formas planas, planocóncavas, onduladas y quebradas. El clima está determinado por tres sistemas de circulación atmosférica intertropical, regional y local. La temperatura máxima anual es de 33,4 °C, la temperatura media anual es de 25,3 °C y la temperatura mínima anual es de 18,9 °C. El promedio anual de humedad relativa es del 85,3%, mientras que el promedio

anual de brillo solar, evaporación y precipitación son 130.5 h.m, 98,5 mm y 259,9 mm respectivamente.

II.1.2. Ecorregión Andina (Figura 2.1). Es una de las más complejas en términos de diversidad climática, ecológica, vegetacional y faunística debido al rango altitudinal que presenta. Abarca la zona montañosa que se ubica en la porción noroccidental y central del país. En el sur (nudo de los Pastos y el Macizo Colombiano) se divide en tres ramas o cordilleras de diferente origen geológico (Rangel, 1995, 1997), denominadas Occidental, Central y Oriental. La Cordillera Occidental presenta elevaciones de hasta 4200 msnm y se desprende de la Cordillera Central en el suroeste del país; la Cordillera Central con elevaciones de hasta 5700 msnm se prolonga hacia el sur en la cordillera oriental del Ecuador y se extiende hasta la región Caribe en el norte; finalmente la Cordillera Oriental -la más ancha y comparativamente la más baja, con varias depresiones- se extiende hasta Venezuela. Existen dos valles interandinos principales, irrigados por los dos principales ríos, el Magdalena y el Cauca (Domínguez, 1988). Debido a su extensión y complejidad ecológica y climática algunos estudios la dividen en subregiones que representan su diversidad. En la presente descripción seguimos la división hecha por Rangel y Garzón (1997) que incluye a la Sierra Nevada de Santa Marta, Macizo Central Colombiano, Parque de los Nevados y Altiplano Nariñense. La Sierra Nevada de Santa Marta se ubica en la zona norte de Colombia (10° 11', 11° 20' latitud norte, 72° 30', 74° 15' longitud oeste) con una extensión de 12000 km² y posee un rango altitudinal de 200 y 4300 msnm. En cuanto a vegetación debido a la ubicación geográfica del macizo y al efecto de intercepción a la circulación de los vientos alisios del Noreste se origina una distribución diferencial de los cinturones de vegetación, al igual que una segregación ecológica. En un gradiente altitudinal (ca. 500-4300 m) se encuentran desde los pastizales y matorrales del páramo hasta las selvas y bosques de la región ecuatorial pasando por los bosques de la parte media (Rangel, 1995, 1997). Respecto a la flora y fauna, cerca de 1600 especies de plantas superiores y más de 195 especies de aves, 46 de reptiles, 18 de anfibios y más de 100 de mamíferos caracterizan su biodiversidad. El Macizo Central Colombiano, integrado por el transecto desde el valle del Magdalena hasta el valle de Popayán en el Cauca, cubre un área de 2000 km² con un rango altitudinal de entre 1000 y 4500 msnm. La vegetación de ésta subregión en su parte más alta está caracterizada por pajonales y frailejonales, en la franja altoandina se establecen los bosques de *Miconia*, en la parte media de roble principalmente y en la franja inferior bosques abiertos y cardonales. Su flora incluye más de 1200 especies de plantas superiores y cerca de 62 especies de reptiles, 52 de anfibios y 56 de aves. Finalmente, el altiplano Nariñense se ubica en el Departamento de Nariño y la descripción geográfica se limita a su rango altitudinal de paramo el cual oscila entre 3000 y 4500 msnm. La vegetación está compuesta, básicamente, por pajonales y frailejonales así como bosque altoandino. Cuenta con más 450 especies de plantas vasculares, 23 de anfibios, 14 de

reptiles y 87 de aves. Sobre la base de información obtenida de 9 estaciones meteorológicas, Rangel (1995) sugiere que, para el clima de montaña (rango 2700-3000 msnm), la temperatura media máxima es de 19,3°C, la temperatura media mínima de 4,5 °C la evaporación media de 76,6 mm y el brillo solar medio de 107,8 h.m; mientras que para el rango 3000-3300 msnm, la temperatura media máxima es de 17,3 °C, la temperatura media mínima de 3,1 °C, la evaporación media de 82,8 mm y el brillo solar medio de 126,9 h.m.

II.1.3. Ecorregión Orinoquía (Figura 2.1). Se ubica entre los 5° y 2° latitud norte y entre los 75° y 67° longitud oeste. Posee una superficie de 154,193 km² con elevaciones entre 80 y 500 msnm. Se divide en subregiones naturales: piedemonte (500 m), abanicos aluviales (400 m) y altillanuras. Sobre la base de su composición florística, se han diferenciado diez tipos de sabana y seis de bosques, de los cuales tres son relictuales. Los tipos de sabana se distribuyen a lo largo del gradiente de humedad y se diferencian en sabanas secas, húmedas e inundables. Esta ecorregión posee más de 2047 especies de plantas superiores, así como 28 de anfibios, 644 de aves, 119 de reptiles, 65 de arácnidos y 359 de himenópteros. Respecto a las características climáticas, la temperatura máxima promedio es de 33,6 °C, la temperatura media de 25,9 °C, la temperatura mínima media de 19 °C, la humedad relativa de 80,4 %, el brillo solar de 149,9 h.m, y la evaporación media de 108,25 mm.

II.1.4. Ecorregión Caribe (Figura 2.1). Se localiza entre 7° 56' y 12° 25' latitud norte 77° 20' 71° 08' longitud oeste. Cubre un área aproximada de 142.000 km² con un rango altitudinal entre 0 y 865 msnm. La misma corresponde a una extensa llanura, que abarca desde el litoral Atlántico hasta los límites con Venezuela. De acuerdo con la variación climática y posición geográfica, se divide en dos subregiones: la central (costa atlántica, altura 0-200 msnm) y norte (zona de la Guajira, 0-865 msnm). La vegetación incluye manglares en las líneas de playa (especies de *Rhizophora*), matorrales (*Heterostachys* y *Philoxerus*) en las áreas de menor influencia del factor salino, cardonales en terrazas inclinadas con suelos sueltos y bosques (*Anacardium* y *Ceiba*) en suelos con buen contenido de agua. Posee cerca de 3429 especies de plantas, así como 32 de anfibios, 951 de aves, 101 de reptiles, 133 de arácnidos 434 de himenópteros. Los suelos de la ecorregión Caribe forman dos unidades; la primera constituida de formas variadas de relieve, entre las cuales sobresalen las playas y las barras marinas con suelos arenosos, mal drenados y poco desarrollados. Estas tierras presentan un relieve plano-cóncavo, son inundables y están afectadas permanentemente por la marea. La segunda unidad la conforman los litorales, que se encuentran en la planicie marina, en aplanamientos disectados en forma de mesas y en superficies de erosión en la Guajira. Esta ecorregión posee una temperatura máxima de 32,7 °C y mínima de 26,°C, humedad relativa de 81,4% y un brillo medio anual de 174,9 h.m. En cuanto a la precipitación, ésta es bimodal y tetraestacional en la Guajira y unimodal y triestacional en el resto, con un gradiente oriente–occidente.

II.1.5. Ecorregión Pacífica (Figura 2.1). Comprende a la franja localizada entre el Océano Pacífico y la Cordillera Occidental, desde la cuenca del río Mataje hasta la desembocadura del río Atrato, cerca de Panamá. Sus coordenadas geográficas son 7° 13' -1° 36' latitud norte y 77° 49' - 79° 01' longitud oeste. Su extensión es de aproximadamente 131.246 km², con un gradiente de altitud situado entre los 0 y 1100 msnm. Se divide en 4 subregiones de acuerdo con su variación climático-ecológica y altitudinal: 1, corresponde a la zona litoral; 2, parte norte; 3, parte central y 4, las tierras altas. El paisaje típico del andén Pacífico se caracteriza por ser de colinas y serranías. Los sectores con más pendientes se han favorecido por procesos erosivos de denudación, debido a la inestabilidad de los materiales geológicos. En las tierras bajas (ríos cauces menores y planicies marinas) existen suelos aluviales que contienen minerales fácilmente alterables. Presentan niveles relativamente altos de nutrientes para las plantas y, en general, son de textura franco arcillosa y arcillosa. En cuanto a la vegetación, en la región se establecen diversos tipos como los manglares, comunidades acuáticas y pantanosas, formaciones de riberas o playas y vegetación de tierra firme. Hay registro de 5474 especies vegetales y 127 de anfibios, 577 de aves, 104 de reptiles, 101 de arácnidos y 649 de himenópteros. La temperatura máxima promedio anual es de 29,9 °C, la temperatura media es de 23,6 °C y mínima 18,61 °C. Hay periodos con valores altos en la humedad relativa (septiembre a junio) con un promedio de 88,8%. El promedio anual de brillo solar es de 110,3 h.m. Respecto a la precipitación, hay un comportamiento muy variable con rangos que van desde 4922,8 mm en la subregion norte, 7737 en la parte media y 2250 en la subregion sur. La mayoría de aguas epicontinentales corresponden a la vertiente del Pacífico. En términos generales es una de las regiones con mayor biodiversidad de Colombia y con una alta diversidad hidrográfica.



Figura 2.1. Ecorregiones de Colombia según Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC).

II.1.6. Variación climática por zonas de vida. Como se mencionó previamente, existe actualmente una notable diferenciación altitudinal en términos ambientales, lo cual permite hacer una descripción climática y ecológica siguiendo las llamadas zonas de vida, que obedecen a un gradiente altitudinal y atraviesan todo el rango de ecorregiones mencionadas previamente, entre ellas: zona de vida ecuatorial (0-1100 m), zona de vida subandina (1100-2350 m), zona de vida andina (2350-3500) y zona de vida de páramo (<3500m) (Rangel, 1995, 1997) (Figura 2.2). En la zona de vida ecuatorial el clima se caracteriza por un periodo de lluvia intenso de 6-8 meses. La precipitación promedio es de 213,2 mm. La temperatura máxima anual es de 32,7°C, la temperatura media 24.2 °C y la mínima de 17.5 °C. La humedad relativa es de 80,5%, hay un periodo de mayor evaporación entre abril y agosto en algunas zonas. El brillo solar promedio anual es de 133,6 h.m. alcanza una mayor concentración entre de octubre a marzo. La

precipitación promedio es de 235,2 mm. El tipo de clima predominante varía de superhúmedo, a moderadamente húmedo, con poco déficit de agua, moderado en verano y con fluctuaciones de temperatura desde el tipo megatermal en verano, con una alta concentración de calor en esa misma estación. Igualmente, esta zona de vida hay regiones que varían de húmedas, semihúmedas a secas y muy secas. La zona de vida subandina se caracteriza por tener climas húmedos y superhúmedos con poco déficit de agua. Además posee una eficiencia termal de tipo mesotermal y cambios medios de temperatura y grandes cambios de la temperatura megatermal y con una alta concentración de calor estival. La precipitación mensual en promedio es de 190,7 mm con temperatura máxima de 24,6 °C, media de 17,0 °C y mínima de 11,1 °C. La humedad relativa es de 81,8% con una evaporación de 83,4 mm y brillo solar promedio de 127 h.m. También posee regiones húmedas y semihúmedas. La zona de vida andina presenta una precipitación promedio de 127,7 mm con temperaturas máxima, media y mínima de 18,6, 11,5 y 4,0 °C respectivamente. La humedad relativa es de 82,6% con una evaporación de 78,7 mm y brillo solar promedio de 112,7 h.m. El tipo de clima que predomina oscila en general de húmedo a semihúmedo, con poco déficit de agua. Igualmente, presenta una eficiencia termal de tipo mesotermal con cambios medios de temperatura y alta concentración de calor estival. En su interior existe un gradiente ecológico que va de húmedo a semihúmedo en determinadas regiones. Finalmente, la zona de vida de páramo posee un clima predominantemente superhúmedo, con poca deficiencia de agua, además con una eficiencia termal de tipo microtermal con cambios pequeños de temperatura y una alta concentración estival. La precipitación mensual promedio es de 62,2, con temperaturas máxima, media y mínima de 10,5, 4,6 y -1,9 °C. Con humedad relativa del 87%, una evaporación de 51,7 mm y un brillo solar promedio de 71,8 h.m.

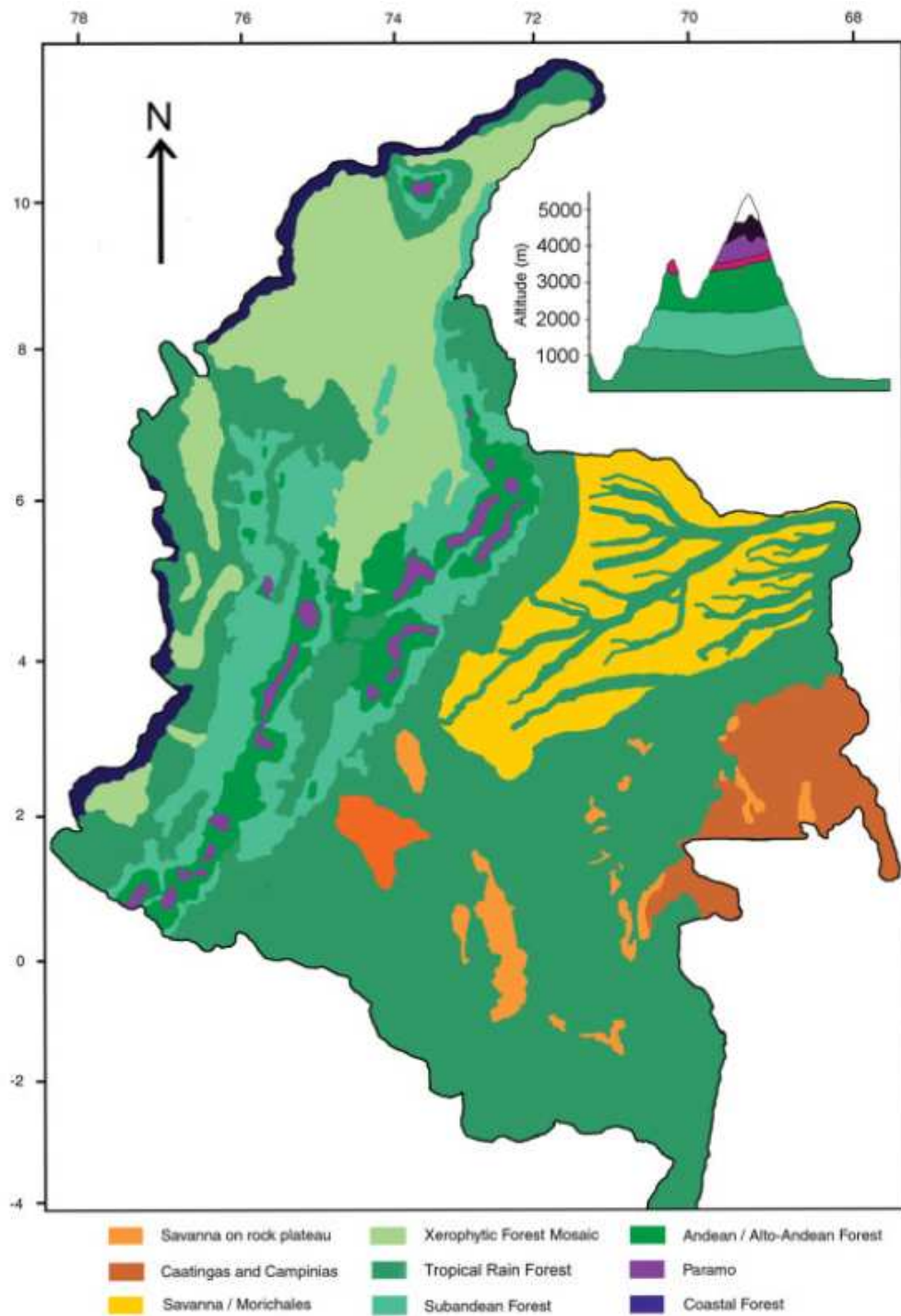


Figura 2.2. Mapa de los principales tipos de vegetación actual en Colombia (IGAC, 1998; Hooghiemstra y Clef, 1995).

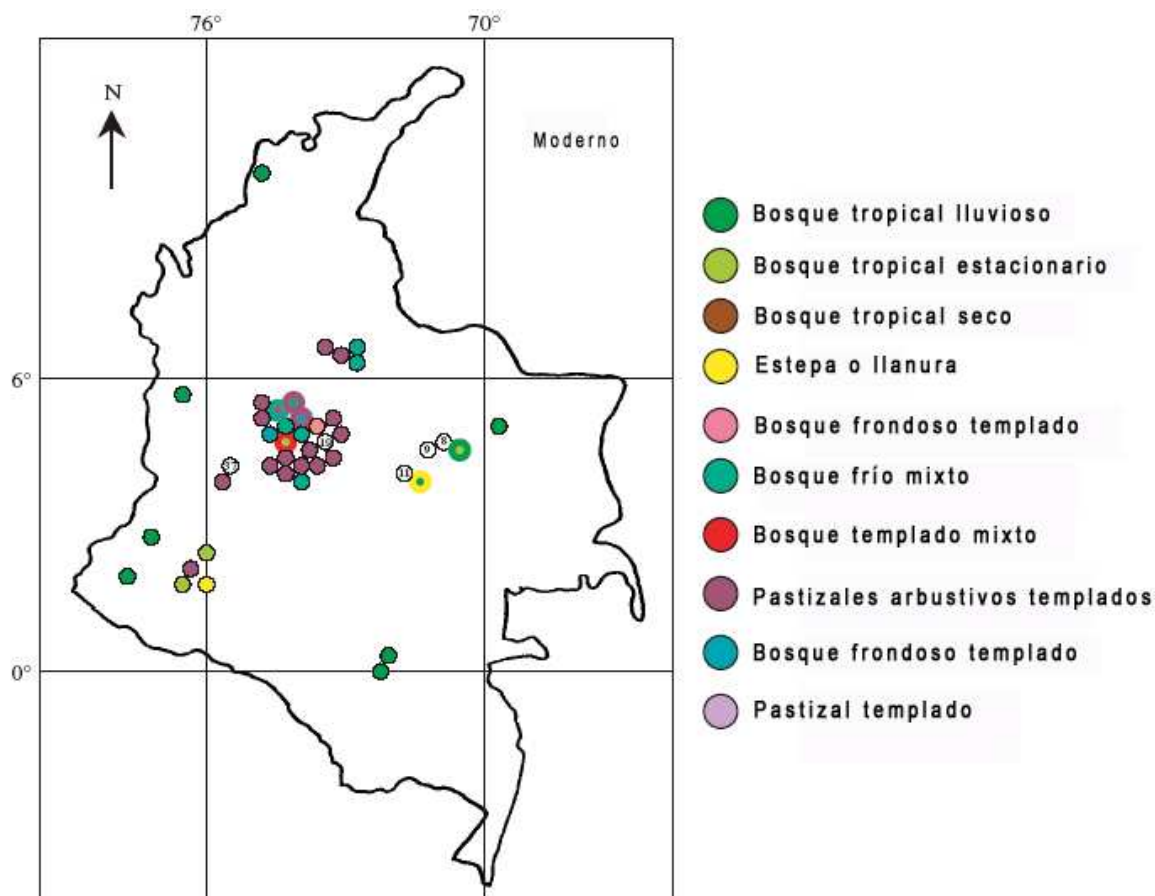


Figura 2.3. Reconstrucción de los biomas modernos para diferentes regiones de Colombia basado en evidencias polínicas según Marchant *et al.* (2001, 2002, 2004ab).

II.2. Paleoecología y reconstrucciones paleoambientales para los últimos 18,000-20,000 años ^{14}C AP

La región de estudio ha sido investigada intensivamente respecto a su evolución paleoecológica ocurrida durante los últimos 300,000 años ^{14}C AP con un énfasis especial en el Último Máximo Glacial y la frontera Pleistoceno/Holoceno (van der Hammen y González, 1960; van der Hammen y Correal, 1992; Marchant *et al.*, 2001, 2002, 2004; Vélez *et al.*, 2006; Gómez *et al.*, 2007; Delgado, 2012d). Este último periodo ha complementado bien las discusiones arqueológicas en torno al poblamiento humano inicial del área. Debido al volumen de datos y al rango de métodos y *proxies* empleados, pero básicamente a la disparidad de la cobertura espacial de los estudios, la evidencia paleoecológica será descripta y sintetizada siguiendo un orden cronológico por rangos o periodos en años radiocarbónicos que comúnmente se correlacionan con eventos paleoclimáticos, entre ellos Post-Último Máximo Glacial UMG (ca. 20,000-12,000 años ^{14}C AP); Frontera Pleistoceno/Holoceno (12,000-8000 años ^{14}C AP); Holoceno Medio (8000-4000 años ^{14}C AP) y Holoceno Tardío (4000-500 años ^{14}C AP). Un

enfoque espacial como el seguido en la descripción de la diversidad ambiental actual no es viable, ya que las ecorregiones son definidas en torno a características actuales o muy recientes que no poseen análogos en el Holoceno temprano y Pleistoceno final. Además, la investigación paleoecológica en Colombia ha sido poco uniforme en términos espaciales, por lo que no es posible conocer en detalle los cambios climáticos ocurridos con anterioridad al Holoceno tardío en varias ecorregiones.

II.2.1 Periodo Post-Ultimo Máximo Glacial ca. 20,000-12,000 años ¹⁴C AP

La evidencia polínica, diatómica y glaciomorfológica ha permitido la reconstrucción de las condiciones ambientales predominantes para los últimos 20,000 años en la región. El patrón más conspicuo que emerge de dicha evidencia es la ocurrencia repetida de cambios ambientales de variable intensidad, básicamente fluctuaciones de temperatura, humedad y precipitación. Dichas fluctuaciones, evidenciadas por diferentes *proxies* paleoclimáticos, tuvieron el potencial de causar modificaciones ecológicas significativas que resultaron en cambios corológicos climático-dependientes que afectaron a las comunidades vegetales y animales de forma diferencial. Un aspecto relevante en la discusión de las reconstrucciones paleoambientales llevadas a cabo en Colombia para el UMG, tiene que ver con la complejidad de establecer la respuesta de los biomas a sus condiciones sin una cronología precisa lo que se relaciona con eventos geológicos locales que permitieron procesos erosivos traducidos en hiatos sedimentarios. Estas restricciones de tipo sedimentario hacen difícil la caracterización de la vegetación durante el UMG, lo cual puede producir interpretaciones erradas de los cambios paleoclimáticos. En el presente trabajo se tuvieron en cuenta las reconstrucciones de los biomas realizadas por Robert Marchant y colaboradores, basadas en datos polínicos quienes emplean la identificación de taxa a partir del estudio de los sedimentos los cuales son asignados a tipos funcionales de plantas cuyas combinaciones permiten identificar el tipo de bioma tomando en cuenta la posición (longitud, latitud y altitud) y cronología del archivo (Marchant comunicación personal, 2012) y su referencia actual (Figura 2.3). Dichas reconstrucciones fueron presentadas como una serie de capturas temporales cuya resolución no permiten detectar cambios por debajo del milenio (Figura 2.4).

Reconstrucciones recientes de los biomas basadas en evidencia polínica realizadas por Marchant *et al.* (2001, 2002, 2004ab) muestran que, durante el UMG (ca. 18,500-17,500 años ¹⁴C AP (Figura 2.4a), las tierras bajas estuvieron dominadas por biomas de sabanas y pastizales, bosques templados mixtos y bosques tropicales estacionarios. Estas reconstrucciones indican que la mayor parte de la región ecuatorial que actualmente está cubierta por bosque tropical seco, durante el UMG estuvo cubierta por bosque abierto. La expansión de la sabana pudo verse favorecida por la reducción en concentraciones de CO₂ y la competencia resultante entre pastos

C₃ y C₄, lo que evidenciaría un patrón espacial consistente (Marchant *et al.*, 2002). En la región subandina hubo un cambio de biomas de bosque tropical estacionario a biomas de bosque frondoso templado. Para la región andina por encima de los 2500 metros, hubo un incremento marcado de biomas arbustivos de pastizales templados. En términos generales, la vegetación de este rango temporal indica condiciones muy frías y secas a lo largo del gradiente altitudinal, específicamente una precipitación marcadamente menor que la actual. Así, se infiere que la disminución de temperatura durante este período se vio reflejada en la composición y distribución de la vegetación. El análisis de Marchant y colegas mostró que la línea de bosque estuvo significativamente más abajo (1200 m) durante el UMG, lo cual es coincidente con otras propuestas sobre desplazamientos entre 1000 y 1500 m relativo a la posición actual en Colombia (van der Hammen, 1974). En elevaciones más bajas en la región occidental, el descenso de la vegetación fue menor (Willie *et al.*, 2000). Según Marchant *et al.* (2002) esta señal diferencial de cambios en la vegetación en diferentes altitudes permite sugerir que la zonificación de vegetación observable actualmente en Colombia ha sido modificada drásticamente en el pasado. El desplazamiento altitudinal de la línea de bosque relativo a su posición actual ha sido también usado para estimar paleotemperaturas en diferentes escenarios ambientales (Willie *et al.*, 2001). En Colombia durante el UMG se registraron mayores descensos de temperaturas en regiones altas que en las bajas por ejemplo en la Sabana de Bogotá donde se presentó un descenso de entre 6 y 8 °C esto explicaría los cambios de vegetación vistos durante condiciones glaciales. Para los cinturones de vegetación andino/subandino se infiere una caída de temperatura de entre 6 y 7 °C para los 1700 m para ese mismo periodo (Willie *et al.*, 2001). Dentro del escenario de reducción de temperatura y precipitación para Colombia durante el UMG parece haber un mayor enfriamiento en las tierras altas. Marchant *et al.* (2002, 2004a) proponen como mecanismo causal de la reducción significativa de temperatura y precipitación durante el UMG el movimiento constreñido de la ZCIT, a pesar del perfil sinusoidal de la ZCIT en Colombia. En los Andes, la precipitación convectiva parece ser muy importante a nivel local particularmente durante periodos fríos como el UMG. En ese mismo rango temporal la temperatura del mar cayó abruptamente, lo cual produjo a su vez reducción en la evaporación y, por lo tanto, en la precipitación. Estos cambios permitieron la reducción diferencial de temperatura entre el interior y el océano relativo a la situación actual, lo que a su vez permitió un movimiento ciclónico/frontal de lluvia reducido. Este mecanismo de precipitación reducida pudo haberse dado más fuertemente en ubicaciones distantes del océano. Los Andes parecen haber sido, por lo tanto, más secos que las tierras bajas lo cual se ve reflejado en los archivos polínicos registrados durante el UMG.

Para el tardiglacial temprano (ca. 15,500-14,500 años ¹⁴C AP (Figura 2.4b), el registro paleoambiental de 11 sitios muestra que en tierras altas hubo una expansión del bioma bosque

templado mixto aunque con continuidad en la predominancia de biomas de bosque frondoso templado, lo que refleja también un incremento altitudinal en la línea de bosque. En tierras medias se evidenció la expansión de bosque templado mixto. Los archivos de las localidades ubicadas en tierras bajas presentaron en el rango temporal mencionado biomas de pastizales de sabana, bosques templados mixtos y bosques tropicales estacionarios. En promedio, las condiciones mencionadas sugieren mejoramiento climático respecto al máximo glacial pero temperaturas más bajas respecto a la condición actual. Dicho mejoramiento se vio reflejado en incremento relativo de humedad que, a su vez, produjo avances glaciales en la cordillera Oriental entre 18,000 y 15,000 y entre 13,500 y 12,500 años ^{14}C AP (van der Hammen *et al.*, 1980).

II.2.2. Frontera Pleistoceno/Holoceno ca. 12,500-8000 años ^{14}C AP

Para el periodo 12,500-11,500 años ^{14}C AP (Figura 2.4c), las reconstrucciones de los biomas revelan condiciones ambientales relativamente similares al periodo anterior aunque con un incremento en la expansión del bioma bosque frondoso templado, lo que indica una mejora climática. Esto se relaciona con el interestadial Guantiva (ca. 12,500-11,000 años ^{14}C AP), el cual se caracteriza por el incremento en la temperatura promedio anual (ca. 2 °C más baja que la actual), precipitación efectiva así como movimientos altitudinales de la línea superior de bosque (van der Hammen y Hooghiemstra, 1995). En la Sabana de Bogotá (Cordillera Oriental) por ejemplo hubo una expansión de bosque sobre páramo representado por *Alnus* y vegetación típica de pantano, como arbustos del género *Myrica* y *Symplocos*. En el lago Fúquene y áreas adyacentes, la presencia de *Dodonaea* un colonizador pionero, es un buen indicador de dicha tendencia climática (van der Hammen, 1974), la cual se ha detectado en otras regiones de Colombia para ese mismo periodo (Marchant *et al.*, 2002). El final del interestadial Guantiva estuvo marcado por el regreso de las condiciones frías y secas asociadas con el stadial El Abra (ca. 11,000-10,000/9500 ^{14}C años AP) un equivalente local de la secuencia europea *Alerød* - cronozona *Younger Dryas* (van der Hammen y Hooghiemstra, 1995). El promedio de temperatura durante el stadial El Abra fue de 5 a 6 °C más bajo que el actual. La línea superior de bosque durante este stadial estuvo de 400 a 500 metros más abajo que en durante el interestadial Guantiva y entre 600 a 800 metros más abajo que en la actualidad (van der Hammen y Hooghiemstra 1995). Estudios isotópicos recientes sobre la distribución altitudinal de vegetación C_3/C_4 en la región para los últimos 18,000 años, sugieren que dicho descenso de temperatura puede ser considerado como máximo ya que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ indican un desplazamiento de la línea de bosque mucho menor (y por lo tanto descensos de temperatura de entre 2 y 3 °C) así como expansión de vegetación C_4 sobre C_3 en zonas de vida subandina y andina, lo cual reflejaría fluctuaciones importantes en la presión atmosférica parcial así como en humedad y precipitación (Mora y Pratt, 2001; Boom *et al.*, 2001, 2002). En la Sabana de Bogotá

el bosque desapareció parcialmente y fue reemplazado por arbustos típicos de subpáramo, con muchos pastos de páramo abierto de la familia Compositae (van der Hammen 1974; van der Hammen y González 1960). Alrededor de los 10.000 años ^{14}C AP, el clima mejoró de nuevo donde se detecta un incremento abrupto en la temperatura promedio anual lo que incrementó la evaporación y causó la desecación de lagos y áreas pantanosas (van der Hammen 1992). La reconstrucción de biomas para el intervalo 9500-8500 años ^{14}C AP (Figura 2.4d), reveló que hubo una notable expansión de biomas méxicos (Marchant *et al.* 2002). En zonas de vida Andina, los biomas de bosques templados mixtos se expandieron a expensas de biomas de sabanas y pastizales. Por debajo de los 2570 msnm, los biomas de sabanas y pastizales formaron una asociación con biomas de bosque frondoso templado. Las zonas de vida ecuatorial se caracterizan por presentar biomas de bosque estacional tropical y bosque lluvioso tropical, aunque también se detectó incrementos en biomas de pastizales de sabana y bosque estacional tropical. De acuerdo con Marchant *et al.* (2002), este intervalo se caracteriza claramente por condiciones climáticas húmedas y cálidas que periodos anteriores del tardiglacial. Estos autores llamaron la atención sobre la falta de resolución cronológica de varios de los archivos polínicos para este rango temporal en especial, pero extensible a otros intervalos lo que significa que las tendencias paleoambientales y climáticas descritas, así como su interpretación, pueden variar. Si bien en la actualidad la tendencia se está revirtiendo (Vélez *et al.*, 2006; Gómez *et al.*, 2007), el incremento en la resolución temporal sobre todo por debajo del milenio permitiría explorar relaciones con cambios documentados extensivamente a nivel hemisférico como dinámicas de la vegetación tropical, cambios en la circulación del Atlántico, conectividad entre otros. Dado que el clima del norte de los Andes está en parte influenciado por los vientos alisios del noreste, los cuales adquieren su señal térmica y de humedad en el sur del Atlántico Norte, este pulso de agua fría podría tener un impacto significativo sobre el clima y vegetación en el nororiente de Colombia. Estas y otras relaciones a diferentes escalas espaciales y su impacto en los cambios de vegetación y clima vistos durante los últimos 20,000 años podrían ser mejor explicadas de mejorarse la resolución espacial y temporal de los archivos.

II.2.3. Periodo Holoceno medio ca. 8000-4000 años ^{14}C AP

La tendencia holocénica de variación climática en la región es de incremento en temperatura durante el Holoceno temprano con su pico máximo, aunque diferencialmente distribuido, durante el óptimo climático del Holoceno medio. En el Holoceno tardío, por el contrario, no se observa ninguna tendencia lineal sino un patrón de oscilación con picos de incremento y descenso de temperatura, humedad y precipitación que se relacionan con eventos climáticos específicos. Para la región de estudio, existe información detallada de la diversidad climática y ecológica que permite formarse una idea del patrón ocurrido durante el Holoceno. La reconstrucción de biomas hecha por Marchant y colegas (2001, 2002), incluyó cerca de 30 sitios

distribuidos por toda la región con un rango de 7000-6000 años ^{14}C AP (Figura 2.4 e). Similar a la parte final del periodo, anterior hubo un incremento marcado de biomas de bosques templados mixtos en sitios Andinos mientras, que se nota una disminución de los biomas arbustivos de pastizales templados. De manera interesante, este patrón no es característico de una región en particular sino que se manifiesta en todos los sitios ubicados en ese rango altitudinal. Aparte, los sitios ubicados en altitudes medias (zona de vida sunandina) muestran un importante incremento en sus archivos polínicos de biomas de tipo bosque tropical estacionario y el concomitante decrecimiento de biomas de bosques templados mixtos. Por otro lado, los biomas de sitios ubicados en la zona de vida ecuatorial se distribuyeron diferencialmente donde algunos permanecieron mientras que en otros cambiaron dramáticamente incluso en la misma región. Esto sugiere, probablemente, una influencia importante de factores de tipo local en el cambio climático. Así, en la cuenca del Amazonas los biomas de estepa y bosque seco permanecieron iguales. Pero en la Orinoquía en su porción norte hay un incremento dramático de biomas de tipo bosque tropical lluvioso al igual que en la parte central pero con disminución de biomas de bosque estacionario tropical. En su conjunto, la reconstrucción de biomas para este rango temporal refleja condiciones ambientales aún más cálidas que el periodo anterior. El cambio de vegetación se registró también a través del rango altitudinal. Tal y como se detalla en las reconstrucciones mencionadas una de las señales más claras del Holoceno medio es un cambio hacia biomas más xéricos (Marchant *et al.*, 2001; 2002). Los autores interpretaron el incremento generalizado de biomas arbóreos en sitios andinos como un cambio altitudinales en la línea de bosque, lo que corroboraría interpretaciones previas hechas por van der Hammen (1974) con una base de datos mucho más reducida sobre la ubicación de las zonas de vegetación en el norte de los Andes cientos de metros más arriba que su distribución actual hacia los 6000-7000 años ^{14}C AP. Las condiciones secas identificadas en Colombia para el Holoceno medio se iniciaron hacia los 8500 años ^{14}C AP y cambian relativamente hacia los 4500 años ^{14}C AP. De manera interesante, estos autores resaltan el carácter regional (norandino) de la aridez vista durante el Holoceno medio que se explicaría por el carácter y posición de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT). Hacia los 10.000 y 8000 años ^{14}C AP, la ZCIT se ubicó mucho más al norte que en la actualidad, lo que pudo producir un déficit de lluvias en el verano y un incremento de precipitación en el invierno, es decir mayor estacionalidad. Más que los cambios en la posición media de la ZCIT, son los cambios en el carácter de la oscilación como el mayor rango latitudinal de la migración anual, que podrían explicar los cambios de vegetación vistos (Marchant *et al.*, 2002). De manera alternativa, es posible que los episodios de sequía vistos en Colombia se relacionen con anomalías en la temperatura de la superficie marina del océano Pacífico que fueron más frecuentes durante el Holoceno medio (Markgraf, 1998). La relación espacial de cambios en la vegetación con la proximidad a la fuente de humedad se vio claramente en los estudios de Marchat y colegas, ya que los sitios ubicados en la zona más

próxima a la fuente de humedad no variaron mucho, comparados con los sitios ubicados en la región Andina.

II.2.4. Periodo Holoceno tardío 4000-500 años ¹⁴C AP

El último periodo del Holoceno fue altamente variable en términos climáticos y ecológicos, reflejando relativamente condiciones más húmedas y frías que el periodo anterior lo que se asemeja paulatinamente a la situación actual. La reconstrucción de biomas hecha por Marchant *et al.* (2001, 2002, 2004) para el periodo 3500-2500 años ¹⁴C AP (más de 35 sitios) (Figura 2.4f), indica a nivel general biomas similares a los vistos en el periodo previo, pero con notables excepciones. Hubo un leve incremento de biomas arbustivos de pastizales templados en las tierras altas, aunque de manera interesante también en sitios de tierras bajas. Por otro lado, en sitios de altitud media hubo un descenso importante en biomas de bosque tropical estacionario. Respecto a los biomas de los sitios ubicados en la zona de vida ecuatorial, la mayoría corresponden a biomas de bosque tropical lluvioso, que muestran un incremento general. En los Llanos Orientales (tierras bajas) hay sitios en donde se registraron cambios de biomas de bosque tropical seco y estepa a bosque tropical lluvioso durante este rango temporal. Otros sitios presentaron biomas afines a bosque tropical estacionario. El cambio hacia condiciones más húmedas presentó gran variabilidad en la zona de vida ecuatorial, aunque también en tierras medias y altas. De forma similar al periodo del Holoceno medio, los biomas reconstruidos para el período situados entre 3500 y 2500 años ¹⁴C AP, indican un ambiente seco en comparación con las condiciones actuales pero más húmedo y frío que durante el periodo 8000-4000 años ¹⁴C AP. Esta respuesta de la vegetación puede ser interpretada como un incremento en plantas que reflejan más humedad en relación con la reconstrucción previa (Marchant *et al.*, 2002). Esta señal se ha detectado ampliamente en otras partes de la América tropical, entre ellas Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia (Lago Titicaca) y el norte de Argentina (El Chaco). Resulta evidente la transición de vegetación entre los 6000 y 3000 años ¹⁴C AP, no obstante análisis de mejor resolución indican que el cambio se centró entre los 4000 y 3500 años ¹⁴C AP en la región, lo cual podría estar relacionado con respuestas de los sistemas de vegetación a nivel global (Marchant *et al.*, 2001a). Otros autores sugieren que el cambio climático detectado hacia los 2650 años ¹⁴C AP, relacionado estrechamente con el cambio visto en el Norte de los Andes, tiene teleconexiones con sitios ubicados en latitudes templadas y podría estar relacionado con cambios en la actividad solar (van Geel *et al.*, 1999; Mayeswki *et al.*, 2004). Así, la continuación de la señal de aridez del Holoceno tardío registrada en Colombia y a lo largo de los trópicos no parece relacionarse con cambios en el sistema climático tropical, como la oscilación del sur (Marchant *et al.*, 2002). Para Colombia, específicamente para la Cordillera Oriental se ha sugerido que hacia los 3800 años ¹⁴C AP el clima cambió a su situación actual (van der Hammen, 1974), sin embargo estudios con escalas por debajo del milenio muestran que

posterior a los 3000 años ^{14}C AP, los sistema de vegetación continuaron respondiendo al cambio climático (Marchant *et al.*, 2001). Estudios recientes de mayor resolución indican que el periodo Holoceno tardío final, definido aquí entre *ca.* 2500 y los 500 años ^{14}C AP, exhibe cambios significativos en la composición de la vegetación algunos de ellos relacionados con actividad antrópica (Vélez *et al.*, 2006; Gómez *et al.*, 2007). Asimismo, investigaciones enfocadas en la reconstrucción de la ecología isotópica regional mostraron que, durante el Holoceno tardío, hubieron fluctuaciones significativas en la presión atmosférica parcial (pCO_2), temperatura y precipitación reflejada en cambios en el rango altitudinal de plantas C_3/C_4 (Delgado *et al.*, 2015b). Posterior a los 3000 años ^{14}C AP, en toda Colombia existen claros indicios de impacto humano en la vegetación reflejados en los archivos polínicos como deforestación (*Quercus* básicamente), alteración del entorno (erosión), presencia de cultígenos (v.g. maíz) e incremento de quemadas (alta presencia de carbón vegetal en los sedimentos) entre otros (Vélez *et al.*, 2006; Gómez *et al.*, 2007; Delgado, 2012a). De acuerdo con Marchant y colegas (2002), uno de los mayores cambios en vegetación durante los últimos 3000 años ^{14}C AP es la apertura del bosque y el concomitante incremento de Poaceae. Si bien esto no puede ser usado como un indicador de impacto antropogénico *sensu stricto*, los archivos polínicos mostraron un incremento en sitios con biomas arbustivos de pastizales templados. En líneas generales, la vegetación del último periodo del Holoceno previo a la actualidad sufrió intensos cambios debido a una sinergia de efectos climáticos y antropogénicos donde se evidencia un proceso de transformación de muchos ecosistemas boscosos en ecosistemas boscosos de crecimiento secundario y, posteriormente, sabana (Marchant *et al.*, 2002). Los indicadores de polen muestran componentes de vegetación degradada en los Llanos Orientales y la Sabana de Bogotá, así como el incremento de plantas C_4 y especies útiles como palmas en lagunas del sur de Colombia y la cuenca del Amazonas.

Por último, es interesante mencionar que la complejidad de cambios paleoecológicos vistos a nivel regional durante el Holoceno concuerda con la identificación de patrones climáticos a lo largo de los últimos 10,000 vistos a escala global. Mayewski *et al.* (2004) y Walker *et al.*, (2012), a partir de diferentes *proxies* distribuidos globalmente, definen periodos de cambio climático y geológico a lo largo del Holoceno. Mayewski y colegas (2004), sobre la base del estudio de isótopos, cambios en la insolación orbital, aerosoles volcánicos y gases producto del efecto invernadero, propusieron seis grandes periodos de cambio climático rápido (PCCR) post-glacial (9000-8000 cal AP); polos fríos/trópicos secos (6000-5000 cal AP; 4200-3800 cal AP; 3500-2500 cal AP; 1200-1000 cal AP) y polos fríos/trópicos húmedos (~ 600 cal AP). Por otro lado, Walker y colegas (2012), sobre la base de integración de núcleos de hielo así como archivos marinos y terrestres, proponen una división oficial del Holoceno a nivel paleoclimático y geológico en frontera Holoceno temprano/medio (8200 años AP) y frontera Holoceno

medio/tardío (4200 años AP). Los datos provenientes de Colombia, indican alta diversidad climática a lo largo del Holoceno, que reflejan al menos tres periodos grandes de cambio 1) durante la frontera Holoceno temprano/medio, cuando se nota un incremento paulatino de temperatura y descenso de humedad y precipitación; 2) durante el Holoceno medio donde ve el mayor incremento en temperatura y aridez y 3) durante el Holoceno tardío donde hay indicadores de un aumento relativo de humedad y precipitación respecto al periodo árido del Holoceno medio, pero más cálido que en la actualidad junto con la importante influencia de las actividades humanas sobre distintos escenarios ambientales.

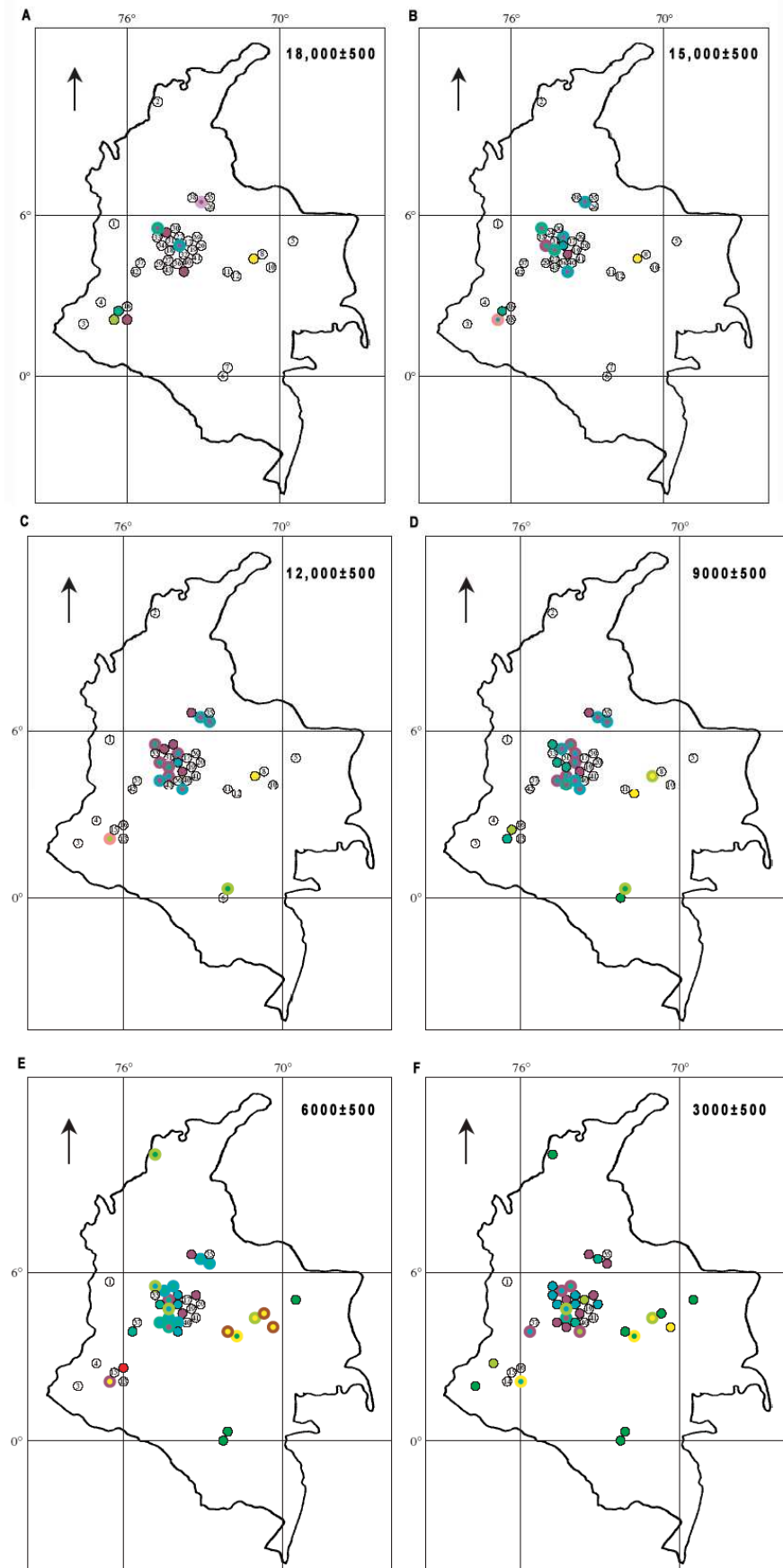


Figura 2.4. Reconstrucción de biomas para la región en el rango *ca.* 18,500 – 2500 AP según evidencias polínicas en Marchant *et al* (2001, 2002, 2004a). Referencias como en Figura 2.3.

III. LA DISPERSIÓN DE LOS HUMANOS MODERNOS EN AMÉRICA A FINALES DEL PLEISTOCENO

El origen de los humanos modernos tuvo lugar en África Sub-Sahariana hace aproximadamente 200 mil años¹. Después de la ocupación de gran parte del continente africano se produjo en diferentes fases la dispersión fuera del continente (modelo *Out-of-Africa*) a partir de 120 mil años AP, lo que permitió la exploración así como la posterior colonización y ocupación efectiva de todos los continentes. El estudio del registro arqueológico, fósil y paleoambiental, así como de la evidencia genética ha permitido comprender con gran detalle la forma como *Homo Sapiens* se expandió por el globo, así como su acelerada evolución cultural y biológica. Debido a los desarrollos tecnológicos y a sus capacidades adaptativas, los humanos modernos fueron capaces de ocupar eficientemente diversos paisajes y ambientes, incluyendo aquellos donde otras especies de homíninos no hubiesen podido sobrevivir (sin embargo ver Slimak *et al.*, 2011 sobre la posibilidad de la presencia de Neandertales en el círculo ártico). De acuerdo con el modelo predominante posterior a la dispersión inicial de hace 120 mil años se tomaron dos rutas posibles, una que permitió la llegada a Egipto e Israel y otra a través del Mar Rojo que permitió la llegada a la península Arábiga hace 72 mil años ¹⁴C AP (Lahr, 2010; Oppenheimer, 2012). Posteriormente los humanos seguirían dos vías una hacia el norte poblando Europa a través de Eurasia entre los 50 y 46 mil años ¹⁴C AP y una vía sureña a lo largo de las costas del océano Indico hace 60 mil años ¹⁴C AP (Field y Lahr, 2006). Una vez en Australia y Melanesia (*ca.* 50 mil años ¹⁴C AP), los humanos continuaron su expansión hacia Asia central y del norte hace 40 mil años ¹⁴C AP. Por último arribarían al Noreste de Asia hace unos 30 mil años ¹⁴C AP, alcanzado Beringia y siguiendo su expansión final hacia el sur (Lahr, 2010; Oppenheimer, 2012). Para finales del Pleistoceno los humanos habían ocupado la mayor parte del planeta, quedando sólo unos pocos lugares sin poblar, entre ellos el continente Americano. Así, hace aproximadamente unos 20,000 años ¹⁴C AP, los primeros grupos de cazadores-recolectores tempranos iniciaron la expansión que permitiría la ocupación del continente americano a fines del Pleistoceno (Waters y Stafford, 2007; Jenkins *et al.*, 2012).

Hasta hace relativamente poco tiempo, varios aspectos claves del proceso de poblamiento inicial americano permanecían poco claros. Sin embargo debido al incremento en el número de sitios tempranos y de los restos óseos humanos asociados, a una mejor resolución cronológica, a la amplia y detallada evidencia paleoecológica y genética y a cambios importantes en el abordaje teórico, en la actualidad se cuenta con un panorama más claro respecto al tiempo de ingreso, los orígenes geográficos y biológicos de los primeros grupos que arribaron, su diversidad cultural,

¹A lo largo del texto las edades inferiores a 60,000 años se presentan generalmente en años radiocarbónicos antes del presente (¹⁴C AP), sin embargo en algunos casos se presentan como años calendario (cal AP) o incluso kiloaños AP (ka AP y cal ka AP).

económica y tecnológica. Igualmente la dinámica paleoambiental y paleoecológica finipleistocénica y su influencia sobre la diversidad cultural y biológica es ahora mejor comprendida.

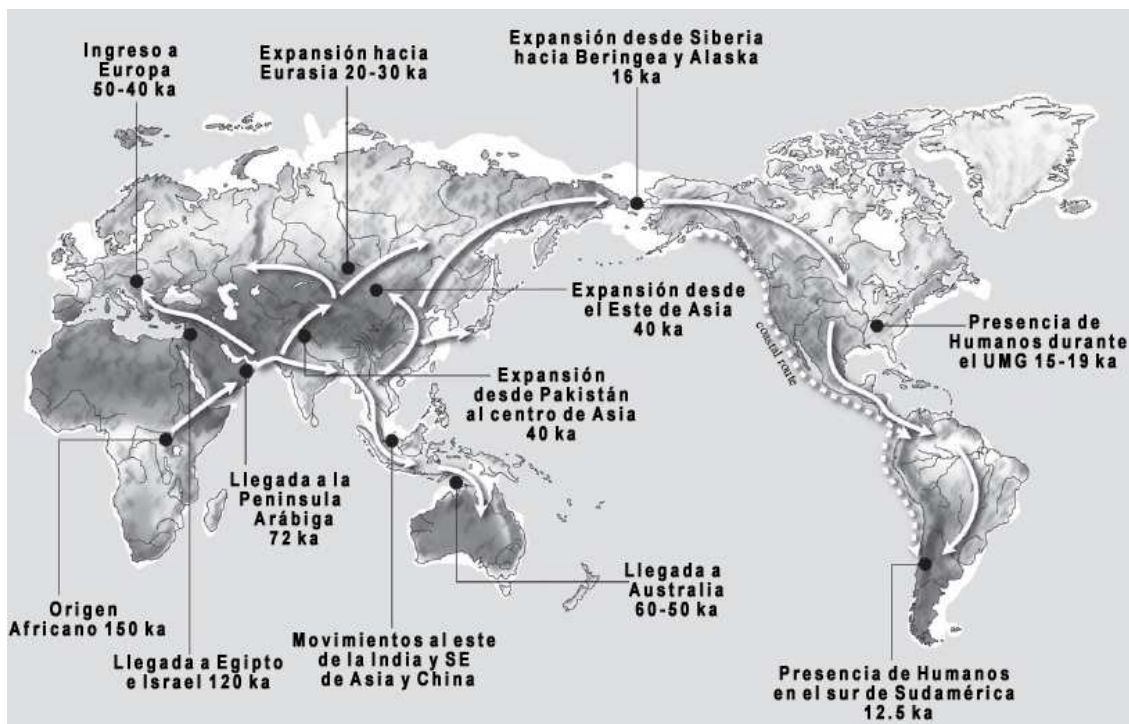


Figura 3.1 Cronología y forma de la dispersión humana fuera de África hasta América (modificado de Oppenheimer, 2012).

En el presente capítulo se presentan de manera sintética la amplia cantidad de evidencias abordadas en la investigación antropológica del primer poblamiento humano de América. Asimismo, sobre la base de diferentes tipos de evidencias se describirán y se revisarán críticamente las diferentes hipótesis y modelos de poblamiento existentes, con un énfasis especial en Sudamérica, subcontinente en el cual se encuentra comprendida el área de estudio.

III.1. La Arqueología del poblamiento inicial de América

III.1.1 Clovis primero

A partir de la visita de un grupo de arqueólogos norteamericanos al sitio Folson (Nuevo México) en 1927 y después del descubrimiento del sitio Blackwater Draw (Clovis, Nuevo México) en 1928, se sentaron las bases de un modelo² que después se denominó *Clovis-first* (de

² En la presente tesis se habla constantemente de modelos de poblamiento; no obstante, un modelo hace referencia generalmente a una representación abstracta y sintética de fenómenos observacionales los cuales son puestos a prueba experimentalmente mediante la contrastación de hipótesis. En ese sentido muchos de los modelos de poblamiento no

aquí en más, CF) para explicar el proceso de poblamiento inicial del continente así como la tecnología y economía de sus primeros habitantes. Básicamente, CF sugirió que América fue poblada en forma tardía *ca.* 11,500 años ^{14}C AP por grupos cazadores de grandes presas (principalmente megamamíferos hoy extintos), que habrían ingresado al continente cuando emergió un corredor libre de hielo causado por la retracción de los bloques glaciares Laurentiano y Cordillerano en Canadá (Dillehay, 2000; Miotti, 2003; Madsen, 2004a). Dichos cazadores desarrollaron un distintivo tipo de herramientas (*i.e.* puntas de proyectil bifaciales), caracterizadas por su gran tamaño así como por su excepcional trabajo artesanal, empleando una tecnología específica (bifacial con acanaladura) (Morrow y Morrow, 1999; Surovell, 2009). Así, siguiendo manadas de megamamíferos (mamut, mastodonte, caballo, bisonte, entre otros grandes) no acostumbradas a la depredación humana, los primeros grupos se habrían expandido rápidamente, extinguiendo a su paso a gran cantidad de especies, y al cabo de unos pocos cientos de años, habrían poblado casi por completo el continente (Martin, 1973; Haynes, 1980; Dillehay, 2000; Madsen, 2004a; Fiedel, 2006; Hamilton y Buchanan, 2010).

Por varias décadas, CF dominó el debate acerca del poblamiento temprano a pesar que una gran cantidad de datos mostraron inconsistencias promoviendo así su reevaluación. Entre las críticas más importantes están³: 1) grupos de cazadores y recolectores operaron y se adaptaron eficientemente al sub-Ártico asiático hace por lo menos 25 ka ^{14}C AP (Adovasio, 1993; Bryan, 1995) (sin embargo ver Slimak *et al.* 2011 para fechas anteriores a 28.5 ka ^{14}C AP) por lo que parece altamente probable que hayan penetrado Beringia antes de los 11.5 ka ^{14}C AP. Igualmente, mejoras climáticas durante los 18 y 11.5 ka ^{14}C AP habrían permitido el ingreso de grupos humanos en más de un momento (Madsen, 2004a; Brigham-Grette *et al.*, 2004; Miotti y Salemme, 2004; Goebel, 2004; Goebel *et al.*, 2008); 2-) las estrategias de subsistencia seguidas por los grupos que ingresaron al continente durante el Pleistoceno final fueron totalmente variadas y no solamente enfocadas en la caza de grandes presas (Madsen, 2004a; Borrero, 2006; Miotti, 2006); 3-) muchas de la especies de megamamíferos aparentemente extinguidas durante la expansión parecen haber desaparecido antes de su llegada o bien sobrevivieron hasta el Holoceno temprano por lo que no queda claro el rol humano en el proceso (Miotti y Salemme, 1999; Barnosky *et al.*, 2004; Borrero, 2006, 2008; Salemme y Miotti, 2008; Barnosky y Lindsey, 2010); 4-) hay importantes diferencias genéticas y fenotípicas entre los grupos que

lo son *sensu stricto*, debido a que integran hipótesis de distinto nivel, muchas de las cuales no pueden ser puestas a prueba a nivel experimental. Así el uso de la palabra “modelos de poblamiento” se usa aquí en forma amplia.

³ En una revisión reciente ampliamente avalada por la comunidad académica Norteamericana, los autores critican fuertemente a CF: “El modelo Clovis-primero requiere que todas los sitios con fechas más antiguas que Clovis sean rechazados y eso no parece ser posible, así mismo no explica la aparente sincronidad entre sitios Clovis y otros sitios Paleoindios Sur Americanos, y el ingreso tardío y la dispersión rápida de humanos a lo largo del Nuevo Mundo es inconsistente con la distribución de la variación genética observada en las poblaciones Nativas Americanas en la actualidad” Goebel *et al.*(2008:319).

habitan y/o habitaron las Américas, que indican diferentes orígenes en el Noreste de Asia en fechas superiores a los 11.5 ka ^{14}C AP y el ingreso de más de una población fundadora (Schurr, 2004; Wang *et al.*, 2007; Tam *et al.* 2010; Pucciarelli *et al.*, 2010; Reich *et al.*, 2012; Delgado, 2012b); 5-) hoy existen una gran cantidad de sitios arqueológicos con cronologías confiables superiores a los 11,500 años ^{14}C AP (Roosvelt *et al.*, 1996; Dillehay, 2000; Miotti, 2003, 2006; Waters y Stafford, 2007; Steele y Politis, 2009; Waters *et al.*, 2011ab; Jenkins *et al.*, 2012; Miotti y Maghín, 2012) y 6-) la velocidad o las tasas de dispersión de los grupos que ingresaron al continente parecen haber sido mucho menores que las presupuestas por CF (Meltzer, 1991, 1993; Gnecco, 2003; Hazelwood y Steele, 2003; Miotti y Salemme, 2004; Madsen, 2004; Rabassa y Ponce, 2013; Borrero, 2015).

III.1.2 Ruta de Migración Costera

El Modelo de Migración Costera por el Pacífico ha representado una alternativa viable, ya que explicaría la discrepancia espacio-temporal entre el registro arqueológico temprano de Norte y Sudamérica. El mismo fue propuesto hace varias décadas por A Bryan (1973, 1978) denominado ruta de migración circum-Pacífica. El razonamiento subyacente al modelo es que si el incremento de sitios tempranos por encima del complejo Clovis (*ca.* 11.5 ka ^{14}C AP) indican un poblamiento inicial previo a esa fecha y si el corredor libre de hielo no se abrió sino un poco antes de los 11.5 ka ^{14}C AP, entonces los primeros pobladores debieron arribar necesariamente por una vía costera, en especial la Pacífica (Surovell, 2003; Madsen, 2004a). Este modelo fue propuesto durante la década del sesenta y setenta por Huesser (1960) y Fladmark (1979) y recientemente retomado por Dixon (2001) y Fedje *et al.* (2004). En términos generales este modelo sugiere que grupos cazadores y recolectores a lo largo del margen noroccidental de la costa del Pacífico iniciaron su expansión hacia el margen de Beringia y eventualmente a la costa Norteamericana en algún momento entre 13.5 y 14.5 ka ^{14}C AP (Madsen, 2004a; Fedje *et al.*, 2004). Este escenario indica que dichos grupos debieron explotar el amplio espectro de recursos marítimos disponibles y debieron manifestar diferentes tipos de adaptaciones tecnológicas, tales como el uso de botes y/o herramientas enfocadas en la caza de mamíferos marinos (anzuelos, redes, etc.) (v.g. la costa de California y Quebrada Jaguay y Quebrada Tacahuay en Perú; Erlandson *et al.*, 2002; Erlandson *et al.*, 2011; Kaefer *et al.*, 1998; Sandweiss *et al.*, 1998). El modelo así mismo sugiere que los grupos de cazadores-recolectores marítimos se expandieron rápidamente a lo largo del margen de costa arribando a Sudamérica en unos pocos cientos de años, dispersándose hacia el interior para colonizar un amplio rango de paisajes (Anderson y Gillam, 2000; Surovell, 2003; Madsen, 2004a). Si bien se han recopilado datos que apoyarían parcialmente este modelo el mismo resulta difícil de evaluar debido a que mucha de la evidencia estaría sumergida en el océano Pacífico debido al incremento del nivel del mar ocurrido durante

el Holoceno. Además varios de los sitios más tempranos no se encuentran en las costas sino en el interior, indicando que otras adaptaciones tecno-ecológicas también fueron importantes.

III.1.3. Migración pre-Último Máximo Glacial

Otra de las alternativas propuestas es el modelo de colonización Pre-Último Máximo Glacial (UMG *sensu* Madsen, 2004a), dado el hallazgo de sitios, en América, con cronologías entre 12.5 y 15.5 ka ^{14}C AP y entre 18 y 28.5ka ^{14}C AP en Siberia y Beringia (Dillehay, *et al.*, 1992; Watters *et al.*, 2011; Slimak *et al.*, 2011; Jenkins *et al.*, 2012). Aunque recientemente Lahaye *et al.* (2013) informaron fechas de *ca.* 22 ka ^{14}C AP para el sitio Toca da Tira Peia en Piauí, Brasil. De acuerdo con el escenario propuesto, una expansión costera previa a la ocurrencia del UMG pudo ser posible a través de Siberia, cuando varios lugares estratégicos se expusieron periódicamente debido a la disminución del nivel del mar (*ca.* 100 mts) durante la transición de los estadios isotópicos 2 y 3 (*ca.* 18y 24 ka ^{14}C AP) (Madsen, 2004a) o bien durante los eventos Dansgaard-Oeschger (condiciones cálidas -interglacial) alternados con los eventos Heinrich (condiciones frías -glacial), ocurridos durante el estadio isotópico 3 *ca.* 60-50 – 28 cal ka AP (Rabassa y Ponce, 2013). Aparentemente, dicha ruta se habría dado a través de la península de Kamchatka, atravesando Beringia, hasta el sur de Alaska, donde se pudieron albergar una gran variedad de especies y demás recursos continentales, al igual que los recursos marítimos y del litoral. Esto, a su vez, indicaría que los primeros habitantes del continente debieron poseer sistemas de subsistencia amplios y menos especializados para poblar y colonizar con éxito el continente y adaptarse a su multiplicidad de ambientes y paisajes. Otros autores han resaltado la compleja dinámica de poblamiento de Beringia entre los 40 y 26 ka AP, intervalo en el cual el ambiente habría permitido el ingreso de humanos (Goebel, 1999; Rabassa y Ponce, 2013). Finalmente, un punto interesante mencionado por Rabassa y Ponce (2010, 2013) es que cálculos más realistas de las tasas de dispersión de los cazadores-recolectores a través del continente (1.5 km/año), apuntarían hacia una entrada temprana pre-UMG. En resumen, el modelo pre-UMG presenta aspectos que requieren ser tomados con precaución, como el carácter disperso y fragmentado del registro arqueológico del Noreste de Asia entre 25 y 16 ka ^{14}C AP la aún poco clara dinámica paleoclimática durante ese momento –así como su rol en la dispersión humana- y la validez de varios sitios en América con cronologías anteriores a los 12.5 ka ^{14}C AP.

III.1.4. Modelo del Corredor Nor-Atlántico

Debido a las diferencias tecnológicas y/o cronológicas entre los complejos líticos existentes en América y el Noreste de Asia y, sobre todo, su confusa relación histórica (*i.e.* ancestro-descendiente), algunos autores han sugerido la relevancia de otros epicentros geográficos en el proceso el poblamiento temprano americano. La hipótesis del Corredor Nor-Atlántico (Origen Solutrense de Clovis) propuesta inicialmente por Smith (1966) y Strauss (2000) y, más

recientemente, impulsada por *sensu* Stanford y Bradley (2002) y Bradley y Stanford (2004), sugiere que los primeros grupos que arribaron a Norteamérica durante el UMG pueden haber provenido de Europa sur occidental, dado que no hay sitios pre-12.000 años ^{14}C AP en Beringia que posean una tecnología lítica relativamente similar a Clovis. Estos autores argumentan que debido a la complejidad y sofisticación de la tecnología Clovis la misma debió desarrollarse por un periodo de tiempo largo haciendo que un origen geográfico en Asia sea improbable. Asimismo indican que “la única cultura arqueológica” del Viejo Mundo que cumple con una serie de criterios para ser ancestro de Clovis es la Solutrense y entre ellos citan: 1) es más antigua que Clovis, 2) su tecnología es increíblemente similar en términos de tipología y manufactura y 3) ambos complejos comparten una serie de comportamientos únicos (Bradley y Stanford, 2004: 465). Sobre una base casi exclusivamente tecnológica, dichos autores sugieren que los grupos solutrenses adaptados a un medio ambiente hostil característico del UMG en Europa suroccidental, explotaron exitosamente una amplia serie de recursos marítimos (mamíferos marinos, aves, crustáceos, etc.) que finalmente los llevarían a atravesar el Atlántico bordeando el hielo marítimo del Atlántico norte (ca. 2500 km), para llegar subsecuentemente a Norte América (ca. Bahía de Chesapeake). Esta hipótesis ha sido criticada fuertemente por Clark (2004) y Strauss *et al.* (2005), quienes sugieren inconsistencias cronológicas, falta de recursos en el Atlántico norte durante el UMG (e incluso la probable inexistencia del corredor bordeando el hielo) y discrepancias tecnológicas importantes entre las tecnologías Solutrense y Clovis.

III.1.5. El Consenso Actual

En la actualidad, no hay un solo modelo arqueológico que permita explicar en su totalidad la forma y tiempo de la dispersión de los humanos en América a finales del Pleistoceno. Sin embargo, es posible encontrar un consenso relativo que en su conjunto propone un proceso de poblamiento mucho más temprano y complejo (Dillehay, 2000; Madsen, 2004; Miotti, 2006; Borrero, 2006, 2008; Watters y Stafford, 2007; Goebel *et al.*, 2008; Waters *et al.*, 2011; Steele y Politis, 2009; Jenkins *et al.*, 2012; Bueno *et al.*, 2013; Prates *et al.*, 2013; González *et al.*, 2014). Básicamente, se propone que dicho proceso fue llevado a cabo exclusivamente por *Homo sapiens*, iniciándose en el sur de Siberia (entre las montañas Altai y el valle del Amur), desde donde una única población ancestral se habría dispersado hacia el estrecho de Bering no antes de 27 ka ^{14}C AP (y posiblemente no después de los 18 ka ^{14}C AP). La dispersión desde Bering hacia América ocurriría, tal vez, alrededor de los ~15 o 14 ka ^{14}C AP. La evidencia geocronológica sugiere que, para ese momento, el corredor entre los bloques glaciares Cordillerano y Laurentiano aún estaba restringido, por lo que los primeros grupos tuvieron que haber ingresado por la costa Pacífica (Clague *et al.*, 2004; Miotti, 2003, 2006, Miotti y Salemme, 2004; Politis *et al.*, 2009; Goebel *et al.*, 2008). Aún así, mejoras climáticas

intermitentes o bien la existencia de refugios relativamente libres de hielo, podrían haber permitido el ingreso de gente a las Américas antes de los 15 ka ^{14}C AP (Goebel *et al.*, 2008; Rabassa y Ponce, 2013). La orientación económica de los primeros grupos debió ser flexible y enfocada, básicamente, en diferentes recursos marinos y de estuario, aunque los recursos terrestres también debieron ser explotados (Fedje *et al.*, 2004; Erlandson *et al.*, 2011). El repertorio lítico fue, a su vez, diverso incluyendo artefactos unifaciales, bifaciales, microhojas con y sin acanaladuras, buriles y raspadores (Dillehay, 2000; Goebel, 2004; Madsen, 2004), indicando que múltiples tecnologías probablemente convivieron una al lado de la otra, algunas de las cuales sobrevivieron debido a su versatilidad (v.g. tecnología de microhojas; tecnologías unifaciales), mientras que otras se extinguieron (v.g. Clovis) (Dillehay, 2000; Kelley, 2003; Goebel *et al.*, 2008).

III.1.6 El registro arqueológico temprano de Sudamérica

En la discusión actual acerca del poblamiento inicial, la evidencia proveniente de Sudamérica ha jugado un rol preponderante. En el subcontinente se desarrollaron tecnologías líticas (las cuales consisten en diferentes tipos de herramientas, incluyendo puntas de proyectil bifaciales, hojas unifaciales y bolas de boleadora), así como tecnologías en hueso y madera, muy eficientes y que fueron empleadas para explotar un amplio rango de recursos, incluyendo vegetales, caza menor y mayor, mamíferos marinos, etc. A diferencia de la situación en Norteamérica, se ha identificado en diferentes lugares de Sudamérica una amplia variedad de tecnocomplejos regionales, bien diferenciados, aunque existen rasgos tecnológicos (v.g. puntas de proyectil “cola de pescado”) que poseen una amplia distribución espacial (Politis, 1991; Flegeheimer *et al.*, 2013). La mayor diversidad tecnológica sudamericana en comparación con la norteamericana, se explicaría por el hecho de que Sudamérica posee características ambientales y geográficas muy distintas a las del resto del continente, lo que habría permitido que los grupos cazadores-recolectores que ingresaron durante el Pleistoceno tardío manifestaran respuestas biológicas y culturales bien diferenciadas geográficamente.

En el norte de Sudamérica (Colombia, Venezuela y Ecuador), existen sitios tempranos que sugieren el ingreso de uno o más grupos con economías y tecnologías diferentes, las cuales reflejan a su vez adaptaciones a un variado espectro de ecosistemas, gran parte de ellos tropicales. La diversidad de estrategias adaptativas desplegadas por los primeros grupos que ingresaron a Sudamérica sugiere que, difícilmente, grupos económicamente especializados pudieron poblar la región en su totalidad. La evidencia proveniente de esta área indica la importancia económica de los recursos vegetales, así como de fauna mayor y menor. La diversidad estilística de los artefactos líticos indica, igualmente, diversidad cultural a la vez que nos informa sobre el desarrollo de complejos tecnológicos geográficamente acotados, como por

ejemplo El Jobo, Tequedamiense, Abriense, (Correal y van der Hammen, 1977; Cruxent, 1979; Correal, 1981; Bryan y Gruhn, 1979, 2003; López, 2008). Asimismo, la aparición de sitios tempranos en las cuencas del Orinoco y del Amazonas indica la explotación temprana de bosques tropicales, lo cual ha permitido a algunos autores discutir el rol e impacto humano en dichos hábitats desde el Pleistoceno final, así como el surgimiento de procesos co-evolutivos entre humanos y ciertas especies vegetales (Barse, 1995; Gnecco y Mora, 1997; Gnecco, 1999, 2003; Delgado *et al.*, 2015ab).

Para la región de los Andes centrales y sur-centrales integrada por el sur de Ecuador, Perú y norte de Chile hay una gran cantidad de evidencias que incrementan la diversidad cultural de los primeros grupos que poblaron el subcontinente. Sin embargo debido a la presencia de paisajes y ambientes bastante diferentes y contrastantes, básicamente de tipo árido-seco en la costa y húmedo-frío en la cordillera, los tipos de adaptaciones son a su vez disímiles. En esta región, los sitios distribuidos a lo largo del margen del Pacífico cobran importancia, ya que nos informan acerca de una de las posibles rutas o vías de ingreso, de acuerdo con los modelos más populares de poblamiento. En el sur de Ecuador y Norte de Perú existen sitios con evidencias de adaptaciones marítimas importantes, al tiempo que hay otros donde los recursos terrestres - vegetales fundamentalmente-, también fueron relevantes (Stohert, 1985; Mayer-Oakes, 1986ab; Stohert *et al.*, 2003; Dillehay, 2000; Miotti y Salemme, 2003, 2004; Miotti *et al.*, 2003; Politis *et al.*, 2009). Igualmente, en el norte y centro de Chile y para un rango temporal que abarca desde fines del Pleistoceno hasta el Holoceno temprano, una serie de sitios reflejan la importancia de los recursos de estuario y marítimos (Sandweiss *et al.*, 1998; Keefer *et al.*, 1998; Jackson *et al.*, 2007, 2012). Las ocupaciones de tierras bajas y altas se desarrollaron en un amplio rango de paleoambientes, presentando distintas adaptaciones tecno-ecológicas y económicas, diferentes patrones de poblamiento y movilidad y manifestando diferentes intensidades de uso y conocimiento del paisaje. La presencia de industrias líticas uni y bifaciales totalmente distintas, sugieren la amplia circulación de grupos cazadores-recolectores, algunos de ellos poco emparentados tecnológicamente. Los sitios de altura también son importantes, muchos de ellos ubicados en cuevas a más de 2500 msnm, indicando importantes adaptaciones a estos ambientes desde fines del Pleistoceno y comienzos del Holoceno (Núñez *et al.*, 1994; Dillehay, 2000; Maggard, 2010). Asimismo, las adaptaciones a las zonas áridas son interesantes y reflejan, básicamente, la amplia adaptabilidad humana a un extenso rango de escenarios, lo cual implicó el desarrollo de tecnologías particulares enfocadas en la obtención de recursos mixtos (marítimos y del interior) (Mena *et al.*, 2003; Jackson *et al.*, 2007, 2012).

En la porción oriental del subcontinente, en la cuenca del Amazonas y tierras bajas de Brasil, también se ha recuperado evidencia importante acerca del poblamiento temprano en localidades tales como Pedra Pintada, Lagoa Santa y Pedra Furada. En la primera, los hallazgos indican

adaptaciones importantes a la selva Amazónica, con una economía de amplio espectro y aprovechamiento de recursos de río, con edades comparables a la de los sitios más tempranos de Norte América (Roosevelt *et al.*, 1996). La región de Lagoa Santa (Minas Gerais) ha producido una serie de ocupaciones tempranas, donde se confirmó la coexistencia de humanos y megafauna, así como la presencia de restos óseos humanos (Kipnis, 1998; Schmidt-Dias, 2003; Neves y Hubbe, 2005). En otras áreas de Brasil tales como el río Uruguay medio, Rio Grande do Sul o Matto Grosso, se han detectado sitios que presentan importantes evidencias acerca del poblamiento pleistocénico y que van siendo incorporadas en la discusión general acerca de este proceso (Prous y Fogaca, 1999; Schmidt-Dias y Jacobus, 2001; Vialou, 2005; Bueno y Schmidt, 2013). Lo mismo ocurre con Bolivia, donde Capriles y Albarracín-Jordan (2013) y Lombardo *et al.* (2013) documentaron recientemente interesantes ocupaciones humanas de fines del Pleistoceno e inicios del Holoceno en las tierras altas, valles interandinos y tierras bajas del oriente.

Finalmente la región del Cono Sur integrada por Chile, Argentina, Uruguay y Paraguay es una de las más ricas en cuanto a evidencias del poblamiento inicial. Si bien puede pensarse que, por su posición geográfica, debería haber sido una de las últimas regiones en ser colonizadas, los fechados obtenidos en diversos sitios se encuentran entre los más antiguos del continente (v.g. Monte Verde; Dillehay, 1997). Las evidencias provenientes de Pampa, Patagonia y Tierra del Fuego, asimismo, también se encuentran entre las más antiguas hasta ahora registradas. En conjunto, sugieren una compleja dinámica de poblamiento (v.g. Borrero y Franco, 1997; Miotti, 2003; Mazzanti, 2003; Paunero, 2003; Miotti, 2006; Salemme y Miotti, 2008; Borrero, 2008; Steele y Politis, 2009). En la región, muchos sitios confiables sugieren el aprovechamiento económico de la megafauna, aunque no de la forma como sugirió CF sino más generalizada, complementando ocasionalmente la explotación de fauna mayor (fundamentalmente guanaco) y menor, recursos vegetales y marítimos (Miotti y Salemme, 1999; Borrero, 2006, 2008). Los complejos líticos contienen diferentes tipos de artefactos, manufacturados a partir de una gran diversidad de materias primas, encontrándose entre las más características las denominadas puntas tipo cola de pescado o Fell I (Bird, 1970; Politis, 1991; Nami, 2013). En cuanto a los sitios, muchos se encuentran localizados en aleros o cuevas, particularmente en Patagonia y Tierra del Fuego, aunque se han detectado sitios a cielo abierto en Chile central y en la región Pampeana. Análisis recientes de la evidencia cronológica, sugieren que los momentos de entrada a la región son cercanos a los 12 ka ^{14}C AP (Steele y Politis, 2009; Prates *et al.*, 2013). Esto lleva a pensar que las fechas mínimas de ingreso al continente propuestas por Fiedel (2006) y Goebel *et al.* (2008) deben ser reevaluadas.

III.2 La bioantropología del poblamiento inicial de América: modelos continentales

Los primeros intentos por estudiar el poblamiento inicial del continente americano se llevaron a cabo a través del estudio de la evidencia biológica, básicamente análisis morfológicos de restos óseos humanos atribuidos a momentos tempranos. Ejemplo de ello son las discusiones generadas a finales del siglo XIX y principios del XX entre el antropólogo checo-estadounidense Aleš Hrdlička y el paleontólogo argentino Florentino Ameghino. Asimismo, el médico francés residente en Colombia Paul Rivet y el paleontólogo danés Peter Lund en Brasil también aportaron al estudio del origen de los primeros americanos (Ameghino, 1909; Hrdlička, 1912, Rivet, 1943). Desde ese momento la antropología americana incorporó diferentes tipos de evidencias biológicas como fuente de información importante para la discusión del poblamiento temprano del Nuevo Mundo. Aún así, recientes revisiones (Goebel *et al.*, 2008) sugieren que las evidencias morfológicas son un reflejo sesgado de la historia poblacional de los grupos humanos e indican, más bien, la influencia de factores evolutivos azarosos y direccionales (deriva génica y selección) y, por lo tanto, su papel en la discusión del poblamiento inicial es limitado. No obstante, los resultados de una amplia cantidad de estudios sugieren que debido al poco material genético temprano actualmente disponible (Rahavan *et al.*, 2013; Rasmussen *et al.* 2014; Chatters *et al.*, 2014), la única forma de estudiar la variabilidad biológica humana de manera confiable en periodos correspondientes al Pleistoceno final e inicios del Holoceno es a través del análisis morfológico de restos óseos humanos tempranos (Turner, 1986, 1990; Neves y Pucciarelli, 1991; Steele y Powell, 1992, 2002; González-José *et al.*, 2005, 2008; Stojanowsky *et al.*, 2013). Sobre la base de distintos tipos de evidencias, se han propuesto varios modelos para explicar el poblamiento temprano del continente, encontrándose entre los más populares el denominado origen asiático reciente u *out-of-Asia*, diferentes versiones del modelo de los dos componentes biológicos, una oleada única y flujo génico recurrente (ver referencias más abajo).

III.2.1. Origen Asiático Reciente o Out-of-Asia

Este modelo fue propuesto originalmente por Aleš Hrdlička en la primera mitad del siglo XX y ha perdurado hasta la actualidad con varias modificaciones (Hrdlička, 1912, 1925), aunque no fue sino hasta la década de 1980 que otros investigadores, esta vez desde una visión multidisciplinaria, intentaron formalmente corroborar el modelo. Así Greenberg *et al.* (1985, 1986), sobre la base de la integración de la evidencia lingüística, dental y genética en el contexto del paradigma arqueológico de la época (*i.e. Clovis-first*), propusieron el modelo de las tres oleadas migratorias para explicar el poblamiento inicial de las Américas. El mismo sugiere que tres grupos muy diferentes en un sentido biológico y cultural (*i.e.* lingüístico) procedentes del Noreste de Asia, ingresaron a América en diferentes momentos después de 12 ka ¹⁴C AP (Figura 3.2). El primero y más antiguo de ellos, denominado Amerindio o Macro-

Indio en términos de Turner, ingresó hace más de 11 ka ^{14}C AP y se expandió por toda América en poco tiempo. El segundo grupo, denominado na-dene, ingresó hacia los 9 ka ^{14}C AP, restringiéndose su rango de distribución geográfica a la costa noroccidental y al sudoeste de Norte América. El último grupo en ingresar, denominado Esquimo-Aleutiano, habría arribado hacia los 5 ka ^{14}C AP, cuya distribución geográfica se restringió a Alaska central y Groenlandia. En su momento, este modelo fue fuertemente criticado aunque con el tiempo se consolidó como el más importante para explicar el poblamiento temprano del Nuevo Mundo. Sin embargo, varios de sus supuestos así como las evidencias presentadas a su favor no están exentas de crítica (ver, entre otros, Campbell, 1986; Laughlin, 1986; Fox, 1986; Szathmary, 1986; Powell, 1993, 1995; Lahr, 1995; Haydenblit, 1996; Powell, 1998; Sutter, 2005; Stojanowsky *et al.*, 2013).

En términos generales la evidencia lingüística y genética presentó el menor ajuste y por lo tanto fue fuertemente criticada incluyendo la supuesta correlación entre los diferentes tipos de evidencias. Por el contrario evidencia dental presentó alta coherencia y puede interpretarse como la más robusta, es decir la que más congruencia interna presenta. De acuerdo con Christy G. Turner II (1983, 1987, 1989, 1990), existen dos grandes divisiones del complejo dental Mongoloide denominados Sinodonte y Sundadonte. Empleando un total de 29 rasgos dentales discretos Turner detectó 8 que diferencian a dicho complejo en un sentido geográfico y evolutivo. Esto es, mientras que los sinodontes se caracterizan por poseer rasgos especializados y habitar el Noreste de Asia (China, Mongolia, Japón y Corea) y las Américas, los sundadontes presentan un patrón dental más conservador caracterizado por la retención más que por la elaboración de rasgos, habitando el Sudeste de Asia, Polinesia y Micronesia, incluyendo a grupos antiguos y minoritarios del Japón como Ainu y Jomon (Turner, 1990). Así, los sinodontes presentan altas frecuencias de incisivos en pala y doble pala, primer premolar superior con una sola raíz, extensiones del esmalte en el primer molar superior, tercer molar superior perdido-reducido o en forma de clavija, pliegue acodado del metacónido en primeros molares inferiores, primer molar inferior con tres raíces y bajas frecuencia de segundos molares inferiores con cuatro cúspides. Los sundadontes, por otro lado, poseen bajas frecuencias de los rasgos mencionados excepto del último (Scott y Turner, 1997). De acuerdo con Turner, el origen de esta división pudo ocurrir hace 20 o 30 mil años debido a que la muestra de Zhoukoudian *Upper Cave*, parece poseer el patrón dental sinodonte (sin embargo ver Brown, 1999 y Delgado, 2007 para una interpretación contraria), mientras que los individuos de Minatogawa presentan el patrón sundadonte. Igualmente, se cree que debido a que el patrón sundadonte es el más generalizado, dio origen al patrón sinodonte en el Noreste de Asia a fines del Pleistoceno (Turner, 1985).

Diferentes críticas han sido presentadas en contra de la evidencia dental (Campbell, 1986; Laughlin, 1986; Fox, 1986; Szathmary, 1986; Powell, 1993, 1995, 1998; Lahr, 1995; Haydenblit, 1996; Sutter, 2005). Una revisión exhaustiva revela inconsistencias tales como la agrupación continental de muestras (Amerindios), lo cual no permite comprender la estructuración geográfica de la variación dental a escalas subcontinentales (Norteamérica, Centroamérica y Sudamérica), al igual que hay una representación asimétrica de ciertas regiones (*i.e.* pocas muestras de Sudamérica y muchas de Norteamérica). Además, muchas de las muestras asumidas como pertenecientes al periodo Paleoindio son, de hecho, del Holoceno medio y tardío inicial (entre 6 y 3 ka ^{14}C AP) por lo que las afinidades entre dicho grupo y otras muestras no reflejan bien la variación dental durante el Pleistoceno final/Holoceno temprano (Powell 1993, 1995, 1998; Sutter, 2005; Delgado, 2012b). Se ha observado que existe una alta diversidad dental en el continente, lo cual es consistente con una hipótesis de poblamiento más temprano o alternativamente con más de una población fundadora cuyo origen debe estar por fuera de América. Así mismo, no hay estudios de estructura poblacional que indiquen la cantidad de diversidad por regiones y a nivel continental. Otros procesos aparte de la evolución *in situ* (*i.e.* aislamiento por distancia) pudieron influenciar la diferenciación poblacional, entre ellos procesos no-aleatorios. La sugerencia de que el origen de los Nativos Americanos puede estar en el norte de China y no necesariamente en Siberia, contradice gran parte de la evidencia molecular actual, la cual indica un origen exclusivo siberiano. Las fechas de entrada inferidas para cada grupo (*i.e.* amerindio, na-dene y esquimo-aleutiano) desde la evidencia dental, fueron establecidas empleando una técnica desarrollada por Turner (1986) denominada dentocronología, la cual es sorprendentemente similar a la glotocronología, por lo que las mismas críticas aplican, esto es, la suposición de un índice evolutivo constante (según el autor, 0,01/MMD cada 1000 años), a pesar de que no hay ningún estudio hasta la fecha que indique que hay un cambio constante en la morfología dental por una determinada unidad de tiempo. Por último, según Turner (1986) y Greenberg *et al.* (1986) existe una clara correspondencia entre los tres grupos dentales y tres complejos arqueológicos tempranos: Los esquimo-aleutianos surgieron de un grupo costero con tecnología unifacial de hojas procedentes de algún lugar entre Hokkaido-Amur y la isla Anangula; Los na-dene de la costa noroccidental de Norte América habrían surgido de una población con una tecnología de microhojas adaptada a ambientes de bosque y procedente de algún lugar entre Duiktai (Siberia) y el ártico americano y, finalmente, los macro-indios provendrían de un grupo cazador de fauna de estepa, cuya tecnología consistió en grandes hojas con acanaladura bifacial conocida como Clovis (Greenberg *et al.*, 1986). Sin embargo, como se vio en el apartado acerca de la evidencia arqueológica, ninguno de los complejos siberianos y del Ártico posee una relación clara con los complejos americanos. Asimismo, Clovis es mucho más restringido espacial y cronológicamente, por lo que su relación con los macro-indios es dudosa (Madsen, 2004ab;

Goebel *et al.*, 2008). Otro punto adicional es que las tecnologías de microhojas y unifacial no han sido relacionadas con grupos esquimo-aleutianos o na-dene ya que las fechas de dichas tecnologías son pleistocénicas y las de los grupos dentales holcénicas. Esta serie de inconsistencias indican que el papel de la evidencia dental en la interpretación del poblamiento inicial de América debe ser evaluado críticamente, sobre todo su correlación con otros tipos de evidencia biológica y no-biológica, al mismo tiempo que se requiere un mejor control de la cronología y mayor cobertura espacial de las muestras.

Si bien en la actualidad el modelo tripartito posee menos popularidad que hace algunos años su verdadero valor radica en que motorizó la propuesta de modelos alternativos para explicar el proceso del poblamiento inicial de las Américas. Aún así de forma interesante uno de los estudios recientes genómicos más completos llevado a cabo por Reich *et al* (2012) (ver también Kitchen *et al.*, 2008) después de analizar 364,470 SNPs pertenecientes a 52 poblaciones Nativas Americanas y otras 17 poblaciones Siberianas arribaron exactamente a las mismas conclusiones que Greenberg *et al.* (1986) hace 27 años, esto es la diversidad genética en América es producto de tres corrientes de flujo génico Asiático, la primera y más antigua llamada primeros Americanos ingresó tempranamente y es ancestral a la gran mayoría de poblaciones Nativas Americanas, grupos de afinidad lingüística esquimo-aleutianos heredaron cerca del 50% de su ascendencia de una segunda corriente Asiática y finalmente grupos Chipewyan na-dene hablantes arribaron en una tercera corriente la cual aportó cerca de un tercio de su ascendencia.

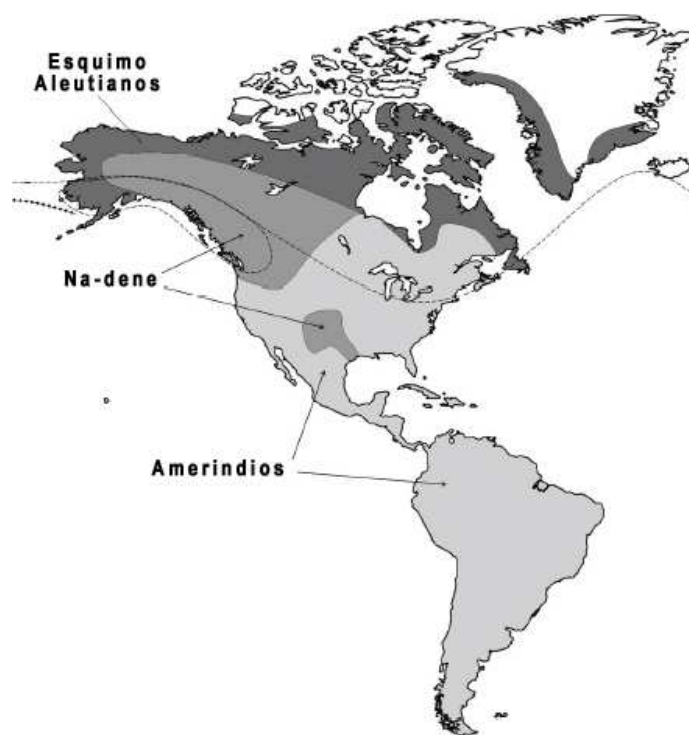


Figura 3.2. Modelo de las tres oleadas migratorias (*sensu* Greenberg *et al.*, 1986).

III.2.2. Modelo de los dos componentes biológicos o del origen dual para los Nativos Americanos

A fines de la década de 1980 y comienzos de la de 1990, dos investigadores sudamericanos, Walter Neves y Héctor Pucciarelli, propusieron un modelo alternativo para el poblamiento temprano del Nuevo Mundo bastante novedoso para aquella época (Neves y Pucciarelli, 1989, 1991). Sobre la base del estudio exploratorio de los patrones de variación craneofacial de muestras tempranas de Sudamérica, en el contexto de la variación global reciente, estos autores sugirieron que tanto la asociación entre los grupos tempranos de Sudamérica y de Australia-Melanesia, como la diferenciación con grupos mongoloides (nativos americanos y asiáticos del este), se explicaba mejor si el continente americano hubiese sido ocupado por grupos pre-mongoloides durante el Pleistoceno final, muy similares a los grupos más tempranos que arribaron a Australia y al sudeste de Asia. Esta propuesta sugería la reevaluación de varios aspectos del modelo predominante, como el tipo de microevolución ocurrida en las Américas, al igual que el tiempo de entrada y el número de migraciones. Así, el modelo consistió en adicionar una población fundadora más temprana al modelo de las tres oleadas migratorias, cuyo origen geográfico debía trazarse hasta el Sudoeste de Asia, Australia e incluso África, de ahí su nombre inicial como teoría de las cuatro migraciones. Este conjunto de hipótesis fueron reevaluadas y los supuestos ampliados en trabajos posteriores por estos y otros autores, debido a lo cual, el modelo sufrió una serie de transformaciones (Lahr, 1995, Mundford *et al.*, 1995; Neves y Pucciarelli, 1998; Neves *et al.*, 1999; Powell y Neves, 1999). Una de ellas fue la proposición de que tanto los amerindios como los na-dene y esquimo-aleutianos no presentaban diferencias biológicas profundas y, por ello, podrían ser clasificados como un solo grupo relativamente homogéneo, por lo tanto el número de migraciones se redujo a dos y el modelo fue denominado “modelo de los dos componentes biológicos”. Durante la década de 1990 y hasta inicios de la del 2000, el modelo propuso que los primeros grupos que arribaron, denominados paleoamericanos, estaban caracterizados por un patrón morfológico ancestral consistente en un esplanocráneo proyectado (prognato), narices y órbitas bajas y neurocráneo largo y angosto. Los paleoamericanos habrían sido “reemplazados” o “asimilados” por los denominados amerindios, caracterizados por un patrón morfológico más especializado (*i.e.* mongoloide), consistente en un esplanocráneo retraído, órbitas y narices más altas y un neurocráneo ancho y corto. Tal reemplazo o asimilación habría ocurrido durante el Holoceno medio y/o tardío inicial (*ca.* 5000-2500 años ¹⁴C AP). Sin embargo, después del empleo de más muestras y de técnicas morfológicas y estadísticas más sofisticadas los proponentes del modelo indicaron que de hecho los paleoamericanos podrían haber sobrevivido hasta el Holoceno tardío final en una suerte de “refugios ecológicos” hallados en Baja California, la Sabana de Bogotá y Patagonia-Tierra del Fuego (González-José, *et al.*, 2001, 2003; 2005; Neves y Hube, 2005;

Neves *et al.*, 2007; Harvati, 2009; Hubbe *et al.*, 2009, 2010, 2011). El modelo también tuvo correspondencia, según los autores, con la evidencia dental y arqueológica, la cual parecía sugerir también un patrón de variación dual (síndones vs. sundadontes y tecnologías de lanza dardos vs. arco y flecha) (Lahr, 1995; Haydenblit, 1996; Powell, 1998; Sutter, 2005; Dixon, 2001).

A la par de estos investigadores, antropólogos norteamericanos como Gentry Steele, Joseph Powell, Richard Jantz y Douglas Owsley, después del estudio de la variación craneofacial y dental en muestras tempranas de Estados Unidos, arribaban a una conclusión similar, es decir, que el Nuevo Mundo habría sido poblado inicialmente por una serie de grupos morfológicamente muy diversos, cuyo patrón dental y craneofacial era diferente al amerindio reciente (Steele y Powell, 1992, 2002; Powell, , 1995, 1998; Owsley y Jantz, 1998; Jantz y Owsley, 2001), aunque otras interpretaciones también fueron sugeridas (Brace *et al.*, 2001; Seguchi *et al.*, 2010). Vale la pena aclarar que, para estos autores, las diferencias podrían no reflejar dos poblaciones diferentes sino efectos de deriva y flujo génico ocurridos durante el ingreso al continente y durante el Holoceno medio (Steele y Powell, 2002).

Este modelo ha sido criticado durante los últimos años, siendo una de las principales objeciones la cronología demasiado temprana asumida para algunas de las muestras, lo que se relaciona directamente con la antigüedad de los supuestos paleoamericanos (Politis *et al.* 2009). Muy pocas muestras óseas tempranas poseen fechados radiocarbónicos directos y, contrario a lo sugerido por Neves y colegas, el rango temporal de las muestras es más acotado hacia el Holoceno medio y tardío que al Holoceno temprano y Pleistoceno final (Dillehay 2000; Politis *et al.* 2009). Por ejemplo los esqueletos del sitio Lagoa Santa poseen fechas de entre 2500 y 9000 años ¹⁴C AP cuya tendencia central se ubica hacia los 7000-8000 años ¹⁴C AP (Dillehay 2000; Politis *et al.* 2009). Asimismo los restos de la Sabana de Bogotá poseen también un rango amplio de fechas desde 3500 hasta el 7000 e incluso 9000 AP (Correal y van der Hammen, 1977) pero solo tres están fechados directamente y se ubican hacia el Holoceno medio. Solo dos cráneos poseen fechados entre 9900 y 10,050 pero son por asociación (Correal, 1979). Asimismo, cabe consignar que las comparaciones multivariadas realizadas usualmente para discutir el modelo –típicamente una o más muestras tempranas contra muestras modernas de distribución mundial (base de datos de W. W. Howells 1973, 1989, 1995)- son sesgadas por cuanto en la base de Howells sólo están disponibles datos correspondientes a 4 muestras americanas, que no representan necesariamente el espectro total de la diversidad morfológica a escala continental. Igualmente, hay diferencias geográficas interesantes que no se han tenido en cuenta en las comparaciones, esto es, qué tanto juega la adaptación a determinados ambientes en la diferenciación morfológica craneofacial vista, lo cual es raramente abordado (para excepciones, ver Pucciarelli *et al.*, 2006; Perez *et al.* 2011; de Azevedo *et al.*, 2011).

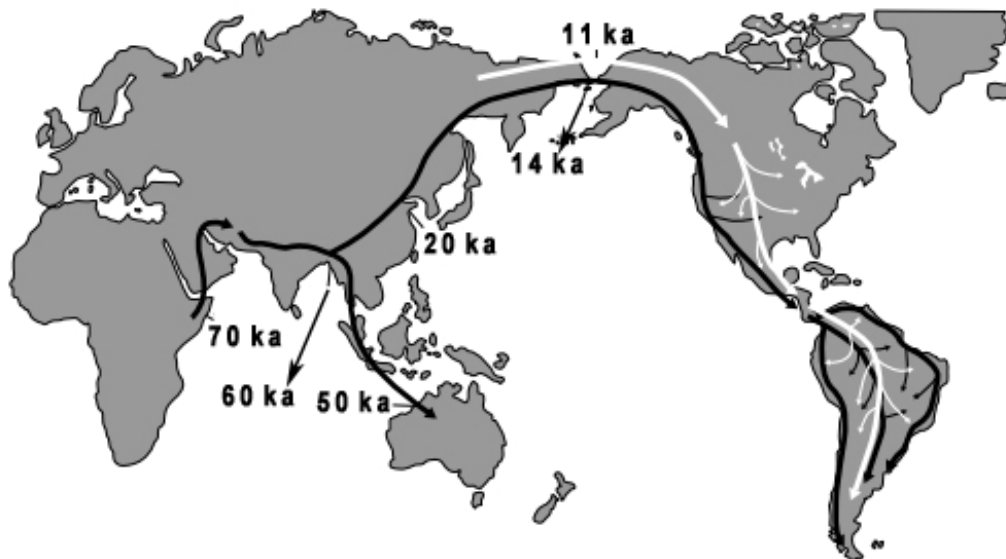


Figura 3.4. Modelo de los dos componentes biológicos (adaptado de Neves *et al.*, 2003)

III.2.3. Modelo de una única población fundadora

Diferentes autores han propuesto de manera independiente que el continente americano fue poblado inicialmente por una única población fundadora aunque el tiempo, las posibles rutas de ingreso así como el incremento y disminución de la diversidad son aún materia de controversia. Este modelo se basa en diferentes tipos de evidencia básicamente marcadores uni y biparentales como el ADNmt, Cromosoma Y, marcadores autosómicos y del Cromosoma X. Recientemente estudios de la morfología postcraneal en grupos tempranos de Norte América sugieren que las primeras poblaciones que ingresaron al continente presentaban morfologías que reflejan adaptaciones a climas fríos y proponen una única fuente poblacional ubicada en altas latitudes (Auerbach, 2007, 2012). Desde inicios de la década del 90 varios investigadores demostraron que casi todos los grupos Nativos Americanos (>97%) presentaban frecuencias diferenciales de 4 macrohaplogrupos del ADNmt A, B, C y D y además frecuencias bajas del X en Norte América (Schurr *et al.*, 1990; Torroni *et al.*, 1992). Dada la omnipresencia de dichos haplogrupos en América muchos autores indicaron que los cuatro linajes formaban parte de una única migración proveniente de la región de Beringia o bien desde Siberia, en cualquier caso las fechas de ingreso propuestas fueron bastante tempranas entre 30 y 40 mil años (Schurr *et al.*, 1990; Merriwether *et al.*, 1995; Bonato y Salzano, 1997ab). Respecto a la restricción geográfica del haplogrupo X en Norte América algunos autores han sugerido que posiblemente su ingreso al continente se llevó a cabo en una migración distinta a la que permitió el ingreso de los otros cuatro haplogrupos (pero ver Faundes *et al.*, 2008). Otros autores desde marcadores del Cromosoma Y también sugirieron una única población fundadora (Pena *et al.*, 1995; Bianchi *et al.*, 1997).

Posterior al año 2000 hubo una explosión de estudios moleculares que, directa o indirectamente, parecen apoyar el modelo de una única población fundadora. Así, Wang *et al.* (2007) y Schroeder *et al.* (2009) en uno de los estudios genómicos de marcadores autosómicos más completos hasta la fecha estudió los patrones de diversidad genética en América y Beringia. De acuerdo con sus resultados los amerindios poseen baja diversidad genética y alta diferenciación poblacional; hay gradientes de decrecimiento de la diversidad como una función de la distancia geográfica, lo que concuerda con una dispersión hacia el sur desde el extremo noroccidental de Norte América; la dispersión del alelo privado 275 indica que la ascendencia genética de todos los Nativos Americanos deriva de una única migración; el patrón de variación entre poblaciones sugiere que las rutas costeras, en especial la del Pacífico, pudieron haber sido importantes durante las primeras migraciones y finalmente sugieren que hay cierta covariación entre la diversidad lingüística y genética en especial en Sudamérica. En esta misma dirección Tamm *et al.* (2007) y Fagundes *et al.* (2008) llevaron a cabo revisiones de los mitogenomas a nivel continental en el Noreste de Asia y América empleando técnicas de coalescencia Bayesiana y propusieron dos escenarios complejos de poblamiento en donde los cinco principales haplogrupos Americanos A2, B2, C1, D1 y X2a (más 4 haplotipos menores D2, D3, D4h3 y C4c restringidos a grupos Esquimales y Aleutianos principalmente) ingresaron juntos a América en una única población fundadora. Sin embargo Tamm *et al.* (2007) sugieren que la mayor diversidad detectada entre los fundadores indicaría que previo a su entrada en América habrían permanecido el tiempo suficiente en Beringia como para diferenciarse de otros grupos asiáticos, mientras que Fagundes *et al.* (2008) sostienen que la diferenciación inicial en Asia se produjo a causa de un cuello de botella moderado ocurrido en Beringia durante el UMG alrededor de los 19,000 y 23, 000 años AP. Posteriormente hacia el final del UMG una gran expansión se inició *ca.* 18,000 años AP y finalizó *ca.* 15,000 años AP lo cual apoyaría una ocupación Pre-Clovis así como un rápido poblamiento continental siguiendo una ruta costera a lo largo del Pacífico (Fagundes *et al.*, 2008). Otros autores como O'Rourke y Raff (2010) también sugieren la ruta costera Pacífica como ruta probable de ingreso aunque de manera interesante también proponen una ruta costera Atlántica la cual también explicaría la distribución del registro arqueológico temprano en norte y Sudamérica así como algunos patrones de diversidad dental y craneofacial (Stojanowski *et al.*, 2013a; Delgado, 2012). Tamm *et al.* (2007) a pesar de sugerir una única población fundadora y un rápido poblamiento continental proponen fechas de entrada y de coalescencia de los haplogrupos más acordes con un poblamiento tardío, es decir posterior a la apertura del corredor libre de hielo en Canadá (post 11,5 ka ^{14}C AP). Así, posterior a la pausa hecha en Beringia una rápida expansión permitió la ocupación de todo el continente, cuyo patrón filogeográfico de diversidad mitocondrial más que aglomerado jerárquicamente (*i.e.* estructurado) indica una distribución uniforme de los haplogrupos y haplotipos (Tamm *et al.*, 2007). Finalmente estos autores llaman la atención sobre un hecho interesante que tiene que ver

con flujo génico bi-direccional entre Siberia y el Ártico norteamericano durante tiempos históricos o muy recientes. En la misma dirección de los resultados mostrados anteriormente Achilli *et al.* (2008) después de estudiar la filogenia de los haplogrupos fundadores del ADNmt llegan a conclusiones similares a las sugeridas por Tamm *et al.* (2007) y Fagundes *et al.* (2008) y sugieren que el ingreso de algunos haplogrupos (A2) reflejan expansiones secundarias hacia el continente americano cuyas fechas de coalescencia son más acordes con un ingreso pre-15 ka A2: 13.9 ± 2.0 ka; B2: 16.5 ± 2.7 ka; C1b: 14.7 ± 4.7 ; C1c: 15.8 ± 4.7 ka; C1d 18-21 ka; D1: 10.8 ± 2.0 ka (Achilli *et al.*, 2008). Estas fechas están en completa correspondencia con otros estudios de ADN antiguo los cuales analizaron restos humanos provenientes de Alaska, incluyendo paleo-Eskimos de Groenlandia, los cuales proponen un mínimo de 9200 años ^{14}C AP para el ingreso del sub-haplogrupo D del ADNmt y para el haplogrupo Q-M3* del cromosoma Y (Zegura *et al.*, 2004; Kemp *et al.*, 2007; Gilbert *et al.*, 2008; Rasmussen *et al.*, 2010). Estos estudios sugieren a su vez que los fundadores del continente fueron muy heterogéneos en términos de su diversidad genética con un número efectivo mayor que el asumido comúnmente y que de acuerdo con calibraciones más conservadoras la fecha de entrada de los primeros grupos que colonizaron el Nuevo Mundo no puede ser más antigua que 15,000 años cal AP.

El estudio de la ascendencia materna de grupos étnicos de Eurasia, Siberia y Beringia concuerdan con la evidencia del ADNmt en América al sugerir escenarios complejos de poblamiento, sobre todo en lo que respecta a la dinámica poblacional ocurrida en dicha región previa y posteriormente al UMG y al flujo génico ocurrido durante el Holoceno. De cualquier manera todos apuntan hacia una única población fundadora para los Nativos Americanos en momentos previos a Clovis, aun así reportan frecuencias diferenciales de haplogrupos y sub-haplogrupos de A, C y D pero no de B lo cual indicarían que expansiones posteriores lo introducirían después de la colonización de Siberia y Beringia pero previo a la expansión hacia América. Asimismo, las fechas de coalescencia sugieren que las poblaciones fundadoras arribaron antes o durante el UMG y permanecieron tanto en Siberia como en Beringia algunos milenios antes de ingresar al Nuevo Mundo (Starikovskaya *et al.*, 1998, 2010; Volodko *et al.*, 2008; Derenko *et al.*, 2012). De manera interesante Starikovskaya *et al.* (1998) y Volodko *et al.* (2008) sugieren que los cinco haplogrupos (A-D y X) son insuficientes para caracterizar toda la variación del ADNmt en América. Igualmente la interesante ausencia del haplogrupo B y sus sub-haplogrupos en Siberia y Beringia más la ausencia del haplogrupo D1 (17.2 ± 2.8 ka) Americano en Asia del este, Siberia y Beringia indican una larga evolución *in situ* en América o bien migraciones muy tempranas al continente americano desde la región de Altai-Sayan y/o del Amur medio-inferior aproximadamente hace 25,000 años. Con posterioridad a la mejora

climática ocurrida a fines del UMG, se produjeron otras expansiones (post 11.8 ka AP) desde las regiones de Amur-Mongolia-Manchuria.

El modelo de una única población fundadora puede ser considerado como una de las hipótesis más parsimoniosas para explicar el poblamiento inicial ya que se ajusta bien a otros tipos de evidencia y presenta resultados coherentes. Aún así es criticable en varias formas, entre ellas: 1) la impresionante diversidad de haplogrupos y de sub-haplogrupos del ADNmt y Cromosoma Y puede no haberse originado únicamente vía microevolución *in situ* en América. Esto indica que expansiones adicionales y fenómenos geográficos (refugios, barreras) influenciaron la diferenciación de los grupos fundadores en Siberia y Beringia respectivamente. 2-) Algunos estudios (v.g. Fagundes *et al.*, 2008) al no incluir toda la diversidad americana (v.g. grupos nade que parecen ser diferentes a los amerindios) sesgan su interpretación hacia una supuesta homogeneidad. 3-) Varias de las fechas de coalescencia indican momentos de ingreso muy tempranos con poco apoyo arqueológico. 4-) Algunos autores critican la existencia de un moderado cuello de botella al sugerir que la presencia de solo 5 haplogrupos del ADNmt en América respecto de 17 en el noreste de Asia refleja de hecho una gran pérdida de diversidad y por lo tanto un extensivo cuello de botella durante el primer ingreso de humanos al Nuevo Mundo (Bravi, 2004; Delgado, 2012b). 5-) La evidencia arqueológica contradice cualquier modelo que sugiera un poblamiento rápido (pero ver Fiedel, 2006) ya que la colonización de paisajes no conocidos requiere, entre otras cosas, el aprendizaje previo del espacio y de la distribución de recursos (Borrero, 2015). 6-) La ausencia del haplogrupo X en Siberia es difícil de explicar solo por deriva y efecto fundador ya que no explicaría porque otros haplogrupos si están presentes a ambos lados de Beringia.

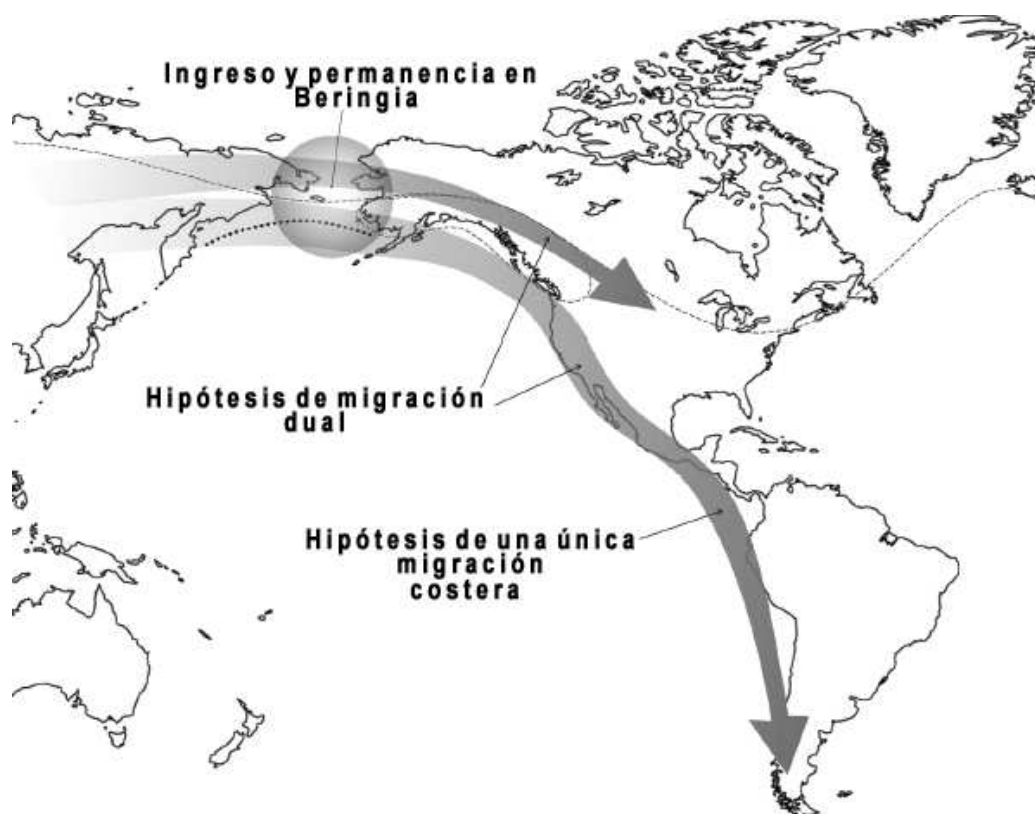


Figura 3.4. Modelos de una (ruta costera) y dos migraciones e incubación en Beringia (Modificado de Maragoni *et al.* 2014).

III.2.4. Flujo Génico Recurrente

Recientemente González-José *et al.* (2008) propusieron un modelo de poblamiento denominado Flujo Génico Recurrente (FGR) en el cual, a partir de la integración de evidencia morfológica (a nivel craneofacial) y genética (a nivel molecular), se formula que los patrones morfológicos paleoamericanos y amerindios (en el sentido de Neves y Pucciarelli, 1991) deben ser vistos como extremos de un continuum de variación. Tal continuum habría surgido a partir de: a) la existencia de una única población fundadora que ocupó Beringia durante la última glaciación, caracterizada por una alta diversidad craneofacial, linajes fundadores de ADNmt y cromosoma Y, y algunos alelos autosómicos privados (*i.e.* de baja frecuencia); b) la expansión y dispersión de dicha población, tanto hacia el NE de Asia como hacia América; c) la generación del típico patrón morfológico mongoloide (especializado) en el NE de Asia en época postglaciar; y d) la dispersión, por migración y flujo génico, de los caracteres derivados asiáticos en América (y vice-versa) durante el Holoceno, particularmente durante los últimos 7000 años AP. Este modelo aun no ha sido ampliamente tratado en forma crítica en la literatura, aunque trabajos posteriores que han analizado, por un lado, evidencia genética (Ray *et al.*, 2010) y, por el otro,

evidencia morfológica (de Azevedo *et al.* 2011), han encontrado elementos que apoyarían sus principales argumentos frente a alternativas tales como el de un único evento migratorio (v.g. Tamm *et al.*, 2007; Fagundes *et al.*, 2008), o el de dos migraciones (v.g. Neves y Pucciarelli 1991).

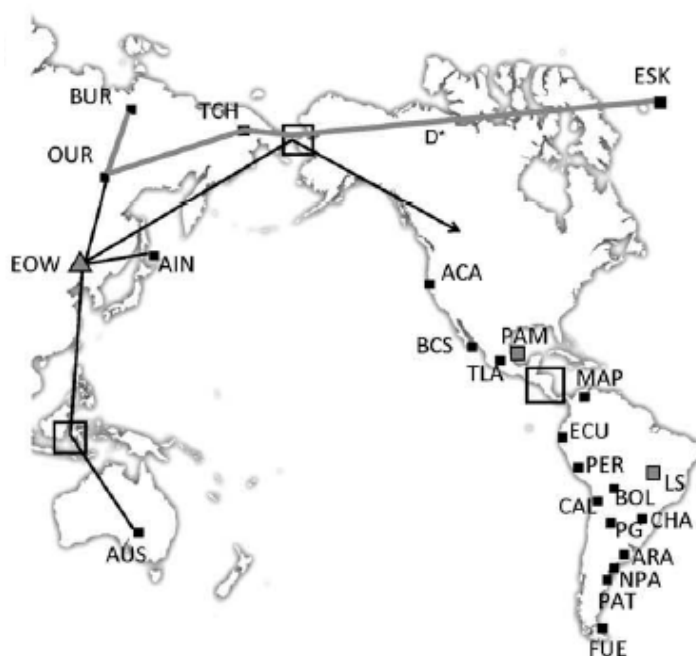


Figura 3.5. Representación esquemática del modelo del flujo génico recurrente (FGR) (Adaptado de de Azevedo *et al.*, 2011).

III. 2.5. El aporte del ADN antiguo

Gracias a la sofisticación de la tecnología aplicada al estudio del material genético antiguo así como al exhaustivo muestreo de ADN moderno actualmente se cuenta con una base comparativa sin precedentes para investigar los orígenes humanos y su dispersión por todo el globo. De manera interesante el debate actual sobre los patrones de dispersión durante el Pleistoceno final desde análisis del ADN_a gira en torno a regiones que son de absoluta relevancia para el estudio del origen y expansión de los grupos humanos en el Noreste de Asia y América. Raghavan y colegas (2013) reportaron diferentes tipos de marcadores moleculares (ADN_{mt}, cromosoma-Y, autosómicos) de dos individuos de Siberia sur-central uno del sitio Mal'ta (MA-1) con una edad de $20,240 \pm 60$ años ^{14}C AP (UCIAMS-79666) y el otro del sitio Afontova Gora-2 (AG-2) con una edad de $13,810 \pm 35$ años ^{14}C AP (UCIAMS-79661). El mitogenoma de MA-1 pertenece al haplogrupo U sin afinidad aparente con ningún subhaplogrupo conocido, lo que sugiere que es un linaje raro o extinto en los grupos actuales. A pesar que la distribución geográfica del haplogrupo U es bastante amplia desde África hasta Siberia en la región de los montañas Altai su frecuencia es bastante baja. No obstante según los

autores entre grupos cazadores-recolectores del paleolítico superior y el mesolítico de Europa las frecuencias son bastante altas >80% lo cual revela una importante relación entre Europeos-preagrícolas y Siberianos del paleolítico superior. Por otro lado el cromosoma Y sugiere una afinidad con el haplogrupo R cuyos sublinajes están ampliamente dispersos en Eurasia, Asia y Siberia del sur. Estos sublinajes poseen una relación filogenética cercana con los del haplogrupo Q presente en Nativos Americanos así como en Eurasia y Siberia del sur. Las afinidades de MA-1 con América, Europa nororiental y el occidente de Siberia pero no con asiáticos actuales del este indican flujo génico entre Eurasia y las América después del UMG pero previo a la diversificación de los ancestros de los primeros americanos. Los datos de AG-2 según los autores, a pesar de la alta contaminación con ADN actual y daño del DNAa postmortem, indicaron que posee un perfil genético muy similar a MA-1 por lo que ambos individuos permitiría las mismas interpretaciones. La importancia de este trabajo radica en que cubre un momento clave para la historia poblacional de Siberia, Beringia y América antes y después del UMG (ca. 21,000-13,000 años ^{14}C AP) y además que sugiere un doble origen para los Nativos Americanos. Rasmussen et al (2014) reportaron el genoma de un individuo infante de sexo masculino -Anzick-1- datado en $10,705 \pm 35$ (CAMS-80538) cuya importancia radica aparte de su cronología en que es el único entierro con restos humanos asociado al complejo Clovis. Estos autores encontraron que este individuo presentaba el linaje mitocondrial D4h3a el cual es raro y exclusivo de los Nativos Americanos cuyo origen fue trazado hacia el $13,000 \pm 2600$ cal años AP. En cuanto al cromosoma Y se detectó el haplogrupo Q-L54*(xM) uno de los principales linajes fundadores en América cuya fecha de divergencia con el haplogrupo Q-M3 es de ca. 16,900 AP (13,000-19,700 AP). Las afinidades revelan similitudes con Nativos Americanos pero con ningún grupo Eurasiático y de manera interesante Anzick-1 muestra mayor afinidad con grupos de Centro y Sur América que con grupos Norteamericanos y del ártico. Análisis de historia genética compartida y comparaciones a nivel genómico revelaron por un lado una afinidad cercana entre Anzick-1 y varios grupos Nativos Americanos donde se evidencia una relación basal con MA-1 de Siberia y relativamente con un paleoeskimo y por el otro una relación muy cercana con dos genomas completos Karitiana. De mayor relevancia son los resultados parciales del análisis genético, morfológico, cronológico y contextual de un esqueleto femenino hallado en una cueva sumergida en la Península de Yucatán datado hacia 11,000 años ^{14}C AP presentados por Chatters et al (2014). De acuerdo con sus hallazgos la morfología craneofacial paleoamericana, los rasgos dentales generalizados y el haplogrupo mitocondrial D1 sugieren que los Paleoamericanos fueron una población temprana que se expandió desde Beringia y no desde Eurasia en momentos muy tempranos lo cual es consistente con la hipótesis que sugiere que tanto los Nativos Americanos como los Paleoamericanos derivan de una única fuente poblacional. Esto también podría sugerir que las marcadas diferencias entre los primeros

y los segundos se explican mejor como evolución *in situ* que cambios ocurridos previo a su ingreso al Nuevo Mundo.

III.3. La bioantropología del poblamiento inicial de América: modelos regionales

Los modelos mencionados previamente han sido formulados tomando en cuenta patrones de diversidad morfológica y molecular a nivel continental y extra-continental (Australo-Melanesia, sudeste y noreste de Asia). No obstante, también existen hipótesis o modelos particulares a cada subcontinente que si bien se enmarcan dentro de los más generales también proponen aspectos específicos teniendo en cuenta a la variación geográfica, climática y poblacional de cada subregión. Así para Sudamérica se han propuesto algunas hipótesis interesantes sobre el poblamiento inicial que vale la pena mencionar, las cuales han empleado diferentes tipos de evidencias, entre ellas moleculares (Tarazona dos santos *et al.*, 2001; Fuselli *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2007; Lewis *et al.*, 2007; Lewis y Long, 2008; Rothhammer y Dillehay, 2009; Lewis, 2010); craneofaciales (Pucciarelli *et al.*, 2006; Pérez *et al.*, 2009, 2011) y dentales (Haydenblit, 1996; Powell, 1998; Sutter, 2005; Delgado, 2007).

A partir del estudio de diferentes marcadores moleculares de herencia uniparental (ADNmt, cromosoma-Y) y biparental (autosómicos) distintos autores han detectado estructuración geográfica de la diversidad molecular en Sudamérica lo cual se relaciona con su historia y estructura poblacional (Tarazona dos santos *et al.*, 2001; Fuselli *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2007). De acuerdo con estos autores un patrón biogeográfico de diferenciación este — oeste caracteriza la diversidad genética actual del subcontinente. Así el grupo del oeste que abarca grupos amerindios de la región Andina exhibe mayor diversidad intrapoblacional que la región oriental caracterizada por grupos que habitan las cuecas del Amazonas/Orinoco, la meseta central de Brasil así como el Chaco que presentan altos niveles de diversidad interpoblacional. Los análisis de distancias genéticas y varianza molecular indican mayor homogeneidad entre los grupos Andinos que entre los grupos orientales. Estos hallazgos son explicados por medio de un modelo de evolución dual (*i.e.* dinámicas evolutivas independientes) de los linajes maternos y paternos de los amerindios suramericanos que implica patrones diferenciales de deriva y flujo génico y aislamiento por distancia, donde los grupos occidentales poseen mayores tamaños efectivos y altos niveles de flujo génico intraregional lo cual produjo la homogeneización del pool génico mientras que los grupos orientales exhiben mayores índices de deriva y bajos niveles de flujo génico lo cual resultó en diferenciación genética a nivel regional. Estos autores indican que la alta diversidad intrapoblacional vista en la región occidental obedece a tamaños poblacionales efectivos grandes e índices de flujo génico mayores lo cual apunta hacia una supuesta diferenciación de la población fundadora posterior a su arribo. Otro aspecto interesante que se resalta a partir de estos datos es que concuerdan con un modelo de poblamiento desde

Panamá hacia Sudamérica debido a la expansión de una población fundadora en dirección norte-sur hace 13,000 y 19,000⁴ años seguida por un posible patrón de migración distinto en el subcontinente. Asimismo indicaron que la diferenciación geográfica de la variación genética vista también es consistente con la diversidad lingüística y cultural así como con la heterogeneidad ambiental del subcontinente y con datos paleoecológicos aunque la evidencia que presentaron como soporte es bastante débil. Igualmente Rothhammer y Dillehay (2009) sugirieron que los lados oriental y occidental del subcontinente poseen distintos registros arqueológicos, distintas cronologías e historias humanas diferentes lo cual refleja según ellos patrones genéticos, morfológicos y culturales distintivos. Aún así la evidencia arqueológica presentada por estos autores es ambigua y no es incontrovertible. Asimismo análisis recientes de la estructura cronológica y del registro arqueológico temprano de Sudamérica indican cronologías similares a ambos lados de los Andes y aunque el registro es variado refleja mayoritariamente adaptaciones a condiciones locales (varios artículos en Prates *et al.* 2013, volumen especial 301 *Quaternary International*). Respecto a la diversidad lingüística de manera interesante el estudio de Wang y colegas (2007) fue el único que llevó a cabo un test específico para corroborar si el patrón de variación molecular dual, en este caso a nivel autosómico, en Sudamérica también posee sustento lingüístico. Estos últimos autores compararon los “truncos lingüísticos” a los cuales pertenecen las poblaciones investigadas y los compararon con sus relaciones genéticas interpoblacionales y hallaron un patrón de diferenciación lingüístico que coincide con la diferenciación geográfica a nivel genético donde los stocks Chibcha-Paez y Tucano-Ecuatorial - Ge-Pano-Carib representan dicha distinción a nivel occidental y oriental respectivamente. Estos autores también propusieron un modelo de poblamiento donde una única fuente poblacional arribó al subcontinente por una vía costera (Pacífica) a finales del Pleistoceno.

A pesar de la consistencia de estos resultados otros autores que han analizado la diversidad molecular materna (ADNmt) y neutral (STRs) en varias muestras poblacionales suramericanas no concuerdan con esta interpretación y sugieren por el contrario que no hay diferencias significativas entre grupos del oriente y oeste y que la diversidad es consistente con una expansión de una única fuente poblacional ancestral (Lewis *et al.*, 2007; Lewis y Long, 2008; Lewis, 2010). La crítica básica que hacen Lewis y colegas es que los estudios previos infirieron patrones de variación regional evaluando la variación promedio a nivel intragrupal local sin tener en cuenta la variación entre grupos locales al interior de una misma región, lo cual conlleva a subestimar la diversidad existente en la región oriental de Sudamérica. Adicional a esto estos autores indican que debido a que hay niveles de variación similar entre las regiones

⁴ Fechas de coalescencia obtenidas a partir estimaciones de tiempos de divergencia basados en índices de mutación del ADNmt (HVR1).

occidental y oriental de Sudamérica la hipótesis que propone migración inicial por la costa occidental no posee sustento al mismo tiempo que resaltan la existencia de un gran cuello de botella o efecto fundador ocurrido en Norte América antes del poblamiento de Centro y Sudamérica.

A parte desde análisis craneofaciales Pucciarelli *et al.* (2006) investigaron si la diferenciación este-oeste vista desde variantes moleculares entre grupos actuales de Sudamérica también se corrobora a nivel morfológico durante el Holoceno tardío. Si bien estos autores ratifican dicha diferenciación e infieren que los mismos mecanismos evolutivos, esto es deriva y flujo génico actuando a cada lado de la cordillera de los Andes, la explican a nivel fenotípico también presentan resultados distintos que vale la pena mencionar. Entre ellos la posibilidad de la existencia de un tercer grupo ubicado en la región noroccidental de Sudamérica, la existencia de grados similares de variación interna entre grupos del occidente y el oriente y la posibilidad que índices diferenciales de flujo génico entre paleoamericanos y amerindios en las tierras bajas y altas suramericanas también expliquen el patrón dual visto. Respecto a la posible existencia de un tercer grupo llama la atención que los tres grupos del Noroccidente que se diferencian del resto posean lenguas Arawak lo cual podría indicar también procesos de diferenciación intrapoblacional en dicha región. De otro lado la sugerencia de similares grados de variación interna entre occidentales y orientales es difícil de mantener sin una medida de diversidad que lo sustente (p.e. diferentes índices de fijación F_{ST} entre Oriente y Occidente). Finalmente, una hipótesis de contacto entre paleoamericanos y amerindios (en el sentido del modelo de los dos componentes biológicos) si bien podría explicar el patrón dual la inferencia de que los primeros poseen mayores relaciones con el grupo oriental no se ve del todo corroborada ya que el estudio mostró de hecho que los paleoamericanos de México son más similares a los grupos occidentales y los de Lagoa Santa a los grupos orientales indicando que los paleoamericanos no son un grupo homogéneo que ya estaba diferenciado al ingresar a Sudamérica y que se confirman las relaciones entre centro América y los suramericanos occidentales (Wang *et al.*, 2007). Esto a su vez indicaría que dos o más fuentes ancestrales caracterizarían la diversidad craneofacial Sudamericana así como la acción de otros procesos evolutivos no-azarosos. Respecto a esto recientemente Perez y Monteiro (2009) y Perez *et al.* (2011) investigaron el rol de determinados factores ecológicos en la diversificación craneofacial entre grupos amerindios suramericanos del Holoceno tardío y exploraron los patrones de variación espacial. Estos autores encontraron un gradiente (clina) de diversidad craneofacial, específicamente del tamaño y variación alométrica en forma, en un sentido suroriente – noroccidente aunque llaman la atención sobre el rol de la dieta y temperatura en la diferenciación morfológica vista a nivel continental. La importancia de este estudio para la discusión aquí presentada radica en que genera hipótesis alternativas sobre las causas de la diversidad craneofacial en este caso no

relacionadas con procesos de dispersión y/o acción de la deriva/flujo génico sino con factores ecológicos específicos. En resumen la evidencia craneofacial tiende complejizar el escenario al indicar que otras explicaciones pueden dar cuenta de la diferenciación geográfica vista en Sudamérica a ambos lados de la cordillera. Dos preguntas válidas que emergen de este estudio son 1) si dicha diferenciación está presente desde el inicio del poblamiento del subcontinente a fines del Pleistoceno o bien es un proceso Holocénico y 2) que factores evolutivos y/o ecogeográficos dan cuenta de dicha distinción. Vale la pena mencionar que ni análisis genéticos de grupos actuales ni estudios de la variación craneofacial durante el Holoceno tardío, a pesar de su comparación con grupos tempranos, pueden resolver el origen de la diferenciación mencionada por lo que análisis de la diversidad craneofacial y dental de grupos tempranos en Sudamérica que habitaron el lado este y oeste pueden arrojar mayor información. Adicional a esto es válido mencionar que otros estudios que han evaluado los patrones de relaciones evolutivas a partir de análisis de la diversidad craneofacial y dental en muestras de todo el Holoceno de Sudamérica no encontraron una división geográfica clara y tampoco en un sentido este – oeste (Sardi *et al.*, 2005, 2006; González-José *et al.*, 2005b; Delgado, 2012b).

Finalmente, en algunos estudios recientes se abordó la diversidad dental en grupos de Sudamérica distribuidos a lo largo del Holoceno, principalmente del Holoceno tardío inicial y final (ca. los últimos 3500), para proponer hipótesis sobre los procesos de dispersión y microevolución en el subcontinente. Powell (1993, 1995) llamó la atención sobre varios aspectos problemáticos relacionados con el uso de la diversidad dental en América para inferir aspectos del poblamiento finipleistocénico específicamente sobre la supuesta homogeneidad biológica sugerida en el modelo tripartito. Entre ellos están 1) algunas de las relaciones poblacionales vistas son probablemente artefactos de los métodos estadísticos empleados (UPGMA, MMD, etc), 2) el uso de pequeños tamaños muestrales y agrupamiento espacial (v.g. Amerindios norte, centro y sudamericanos) no permitió evaluar la diversidad dental a nivel regional, 3) la suposición de índices de divergencia evolutiva similares y constantes no poseen ningún sustento genético-poblacional, 4) muchas de las muestras asumidas como “tempranas” poseen rangos temporales muy amplios restringidos fundamentalmente al Holoceno medio/tardío y 4) la existencia de mucha más diversidad biológica en América podría implicar más de una población fundadora o alternativamente índices altos de evolución dental. Esto último también indicaría mayor profundidad temporal del poblamiento inicial. Con estas ideas en mente algunos investigadores sugirieron que muestras de varias regiones de América en especial de Sudamérica presentaban grandes cantidades de variación así como rasgos dentales generalizados (Lahr, 1995; Haydenblit, 1996, Powell, 1998). Lahr (1995) indicó que grupos de Tierra del Fuego y Patagonia presentaba una morfología dental sundadonte típica del sudeste de Asia, específicamente frecuencias bajas de rasgos dentales especializados e intensificados.

Según estos autores la morfología dental y craneofacial de estos grupos debería ser interpretada como evidencia de una oleada migratoria de grupos asiáticos generalizados y robustos hacia América. Powell (1995, 1998) y Powell y Neves (1999) fueron los primeros en presentar una visión alternativa al modelo tripartito desde la evidencia dental empleando datos de grupos del Holoceno temprano y medio de Norte y Sudamérica así como simulaciones sobre la variabilidad biológica y demográfica bajo las expectativas de dicho modelo. De acuerdo con Powell y colegas una forma alternativa al modelo tripartito es abordar la diversidad biológica Amerindia como producto no solo de las fuentes ancestrales asiáticas sino también tomando en cuenta los 12,000 años de microevolución en el Nuevo Mundo. Así a partir de análisis estadísticos estándar y de tipo genético-poblacional así como un mejor control espacial y temporal de las muestras el autor indicó que bajo ciertos parámetros los resultados muestran un patrón contrario al inferido por el modelo tripartito, esto es el aumento de diversidad dental a lo largo del tiempo, poco crecimiento poblacional, alta heterogeneidad dental entre los primeros americanos producto de múltiples oleadas migratorias, alta variación entre los fundadores o ambas, índices relativamente altos de flujo génico que conducirían a la homogeneización de la diversidad hacia el Holoceno tardío, diferenciación entre grupos amerindios del Holoceno temprano y amerindios - Norasiáticos del Holoceno tardío, posible rol de la deriva y efectos fundadores en la pérdida de la diversidad dental, presencia de grupos sundadontes del Sudeste de Asia en América y diferenciación entre grupos del Holoceno medio respecto a grupos del Holoceno tardío de Asia y América. Así, estos autores indican que sus resultados son compatibles con las expectativas del modelo de los dos componentes biológicos al sugerir que probablemente dos grupos fundadores explicarían la diversidad dental vista en el Holoceno donde la más temprana tendría afinidad con grupos sundadontes del sudeste asiático y la más tardía con grupos sinodontes del noreste.

Sutter (2005) recientemente estudió la diversidad dental de varios grupos prehispánicos de los Andes sur-centrales (sur de Perú y Norte de Chile) con el fin de proponer hipótesis sobre el poblamiento inicial de Sudamérica y dispersiones ocurridas al interior del subcontinente relacionadas con la dispersión de la agricultura. Entre los hallazgos más interesantes para la presente discusión están: 1) los grupos Paleoindios eran altamente variables y presentaban ambos tipos de patrones dentales (sinodonte y sundadonte); 2) presencia de grupos afines al patrón surasiático sundadonte (o en su defecto más variables que los sinodontes) en la región mencionada (precerámico Ilo, Alto Ramirez, Azapa-140, Azapa-8, Playa Miller-7); 3) incremento en la frecuencia de rasgos típicos sinodontes en un sentido cronológico (temprano-tardío) y en dirección norte-sur; 4) existencia de una oleada migratoria adicional tardía (en el periodo formativo) para explicar la diversidad dental (sinodonte-sundadontes) así como el patrón temporoespacial visto en Sudamérica; 5) dicha oleada más que representar una migración a gran

escala representa una expansión démica de grupos agricultores de Centro América que arribaron a Sudamérica a través del Istmo de Panamá; 6) una vez en Sudamérica (según Sutter en el subcontinente tendría su origen en el noroccidente donde se han encontrado las evidencias más tempranas de agricultura) dicha expansión permitió el poblamiento de las tierras altas Andinas inicialmente y posteriormente de las tierras bajas en dirección norte-sur; 7) este evento démico posiblemente esté relacionado con cambios ambientales ocurridos durante la transición Holoceno medio (precipitación variable e incremento de temperatura) – Holoceno tardío (disminución de temperatura, incremento de la humedad, niveles de CO₂ atmosférico y del nivel del mar) y 8) existencia de un cuello de botella en centro América previo a la entrada a Sudamérica (esto concuerda con la hipótesis de Lewis y colegas, 2007) o alternatively una afinidad sundadonte para primeros pobladores de Sudamérica y sus descendiente inmediatos (Holoceno temprano medio ~7500-5000 años ¹⁴C AP) y una afinidad sinodonte para los grupos que llevaron a cabo la expansión démica en el Holoceno tardío (post 4000 años ¹⁴C AP).

Subyacente a estos estudios se infiere que el poblamiento de Sudamérica por si solo representa un fenómeno complejo que requiere ser abordado independientemente de otras regiones Americanas y desde distintas fuentes de evidencia. Igualmente es claro que una investigación detallada con múltiples indicadores morfológicos en muestras con alta profundidad temporal y ampliamente dispersas en un sentido espacial beneficiará nuestro entendimiento de los patrones de diversidad fenotípica en relación con el poblamiento inicial de la región y la subsiguiente evolución durante el Holoceno.

IV. EL POBLAMIENTO TEMPRANO DEL NORTE DE LOS ANDES: SU CONTEXTO ARQUEOLÓGICO Y BIOANTROPOLÓGICO

El noroccidente de Sudamérica, correspondiente al actual territorio colombiano, es un área clave para el estudio del proceso de poblamiento inicial del subcontinente debido a su posición geográfica, sobre todo si se asume un ingreso por vía terrestre y en sentido general norte-sur (Figura, 4.1). En dicha región se han recuperado importantes evidencias a nivel arqueológico (v.g. Aceituno, 2001, 2007; Aceituno y Loaiza 2007; Ardila, 1991; Correal, 1986; Correal y van der Hammen, 1977; Gnecco, 2000, 2003; Gnecco y Aceituno 2006; Hurt *et al.*, 1977; López, 2008; Mora y Gnecco, 2003; Niuwenhuis, 1998, 2002; Aceituno *et al.*, 2013; Delgado *et al.*, 2015ab; Borrero, 2015; Aceituno y Loaiza, 2015) y bioantropológico (e.g. Rodríguez Cuenca, 1983, 1995, 1999; 2001, 2007, 2014; Zagarra *et al.*, 1995; Rodríguez Cuenca y Vargas, 2010; Vargas, 2010, 2014; Delgado 2012 abcde; Monsalve *et al.*, 1996; Rodas, 1997; Fernández, 1999; Ruiz-Linares *et al.*, 1999; Mesa *et al.*, 2000; Keyeux *et al.*, 2002; Briceño *et al.*, 2003; Keyeux y Usaquen, 2006; Torres *et al.*, 2006; Melton *et al.*, 2007; Reich *et al.*, 2012; Gravel *et al.*, 2013; Usme-Romero *et al.*, 2013; Yunis y Yunis, 2013), las cuales han permitido la formulación de diversas hipótesis en torno al ritmo, tiempo, patrón y proceso del poblamiento finipleistocénico así como sobre el número de grupos que ingresaron y forma de dispersión al interior de la región, su diversidad biológica y cultural y microevolución.

En este capítulo hago un recorrido por los diferentes modelos que se han generado sobre la base de distintos tipos de evidencias respecto al primer poblamiento humano de la región. Inicialmente abordaré el registro arqueológico temprano, incluyendo los tipos de evidencias recuperadas y finalmente se mencionarán los estudios bioantropológicos basados en variantes moleculares y rasgos morfológicos.



Figura 4.1. Ubicación geográfica del Noroccidente de Sudamérica y las principales regiones mencionadas en el texto. Modificado de Delgado *et al* (2015b).

IV.1 El contexto arqueológico

IV.1.1. El registro arqueológico temprano del Noroccidente de Sudamérica

Actualmente puede decirse que la información sobre el poblamiento humano Pleistocénico de Colombia es aún escasa. En términos muy generales el registro arqueológico de las ocupaciones tempranas se ubica en diferentes regiones entre ellas la Sabana de Bogotá, el Valle del Magdalena Medio, las Cordilleras Central y Occidental, el valle de Pubenza y la cuenca del Amazonas (con solo un sitio) (Figura, 4.2). A la fecha no existe información relevante de regiones claves como las tierras bajas del Caribe, un corredor costero que ha sido usado por grupos tempranos de la tradición Joboide de la costa norte de Venezuela (Bryan *et al.*, 1978; Ghrun, 1979; Oliver y Alexander, 2003), la cuenca del Pacífico, los Llanos Orientales y parcialmente la cuenca del Amazonas (Aceituno *et al.*, 2013; Delgado *et al.*, 2015ab).

Al igual que en otras áreas de los Andes, la investigación arqueológica en el Noroccidente de Sudamérica, estuvo enfocada en el registro arqueológico de las comunidades agrícolas

prehispánicas. En consecuencia el interés en el problema del poblamiento temprano del territorio Colombiano no emergió hasta la década de 1960 cuando G. Reichel-Dolmatoff (1965) reportó varios hallazgos de artefactos líticos a lo largo de todo el territorio resaltando la importancia de estudiar el pasado distante indicando las áreas geográficas más promisorias para la búsqueda de las “culturas precerámicas”. Dolmatoff junto con T. van der Hammen, quien desde 1950 se dedicó a la investigación de las condiciones ambientales Pleistocénicas y Holocénicas de la cordillera oriental y otras regiones, fueron pioneros en el diseño e implementación de un plan coherente para la búsqueda de los grupos Paleoindios que habitaron la región (Reichel-Dolmatoff, 1997). La investigación se centró inicialmente en la Sabana de Bogotá, una meseta andina (2600 msnm) ubicada en el altiplano Cundiboyacense, en la Cordillera Oriental, y fue continuada por van der Hammen junto con G. Correal y W. Hurt. Los fechados más tempranos provienen de dos abrigos rocosos, El Abra II y Tequendama I, así como de un sitio al aire libre llamado Tibitó. En el Abra (Zipaquirá, Departamento de Cundinamarca) se hallaron 37 lascas al igual que herramientas unifaciales de tipo expeditivo, lo cual le dio el nombre de “industria Abriense” o “tradición lítica de bordes erodados” (edge-trimmed tool tradition) (Correal *et al.*, 1967-1969; Hurt *et al.*, 1977; Correal, 1986). Dicho registro lítico fue hallado en los niveles más profundos (7 y 8 *ca.* 12,400 años ^{14}C AP) junto con restos óseos de especies recientes entre ellas venado de cola blanca y de cornamenta y mamíferos de pequeño tamaño (zorro, marsupiales, etc). Varias muestras de carbón vegetal fueron seleccionadas para datación y arrojaron fechas ubicadas en el Pleistoceno final y el Holoceno temprano (ver abajo). En Tequendama I (Soacha, Cundinamarca) Correal y van der Hammen (1977) excavaron una serie de abrigos rocosos cuyos niveles inferiores fueron datados entre *ca.* 12,500 y 10,900 años ^{14}C AP los cuales contenían restos de fauna similares a los hallados en El Abra II y lascas poco trabajadas tipo Abriense. Entre *ca.* 11,000 y 10,000 años ^{14}C AP una tecnología lítica distinta aparece en el registro, denominada Tequendamiense, cuyas diferencias principales con la industria Abriense son el uso de materias primas alóctonas (generalmente de buena calidad) y la presencia de raspadores, lascas reducidas y un fragmento de punta de proyectil (Correal y van der Hammen, 1977; Aceituno *et al.*, 2013; Delgado *et al.*, 2015b). En 1979 G. Correal excavó Tibitó (Tocancipá, Cundinamarca), un sitio de descarte ubicado al aire libre y datado en $11,740 \pm 110$ años ^{14}C AP (GrN-9375), en donde una serie de herramientas Abrienses fueron recuperadas en asociación con restos óseos de proboscídeos (*Haplomastodon* sp. y *Cuvieronius hyodon*), caballo americano (*Equus* sp.) y venado (*Odocoileus virginianus*) (Correal, 1981). En la Sabana de Bogotá la investigación de otros sitios ubicados en abrigos y/o al aire libre tales como Sueva I, Gachalá, Galindo I, Neusa, y Checua permitió el descubrimiento de contextos caracterizados por la presencia de artefactos Abriense y restos de especies recientes con cronologías que oscilan entre *ca.* 12,000 y 8000 años ^{14}C AP. Para algunos autores la presencia de la industria Abriense sugiere continuidad cultural en la

región (Correal y van der Hammen, 1977; Rodríguez Cuenca, 2007; Neves *et al.*, 2007), no obstante el autor (Delgado, 2012a) mostró que la supuesta presencia de dicha tradición lítica en el registro arqueológico local no debe ser interpretada como un indicador de continuidad ya que otros análisis tecnofuncionales (Nieuwenhuis, 2002) han mostrado que dicha tradición representa una tecnología multifuncional muy simple y versátil que refleja restricciones ambientales y posibilidades más que un patrón de comportamiento persistente y culturalmente heredado.

Durante la década de 1980 e inicios de 1990 varios sitios fueron excavados en el sur Occidente de Colombia cuyos hallazgos fueron activamente incorporados a la discusión del poblamiento inicial. En la región Calima (Cordillera Occidental), un valle interandino (1600 msnm), dos sitios ubicados al aire libre – Sauzalito y El Recreo – cuya edad fue establecida en el Holoceno temprano fueron excavados y se recuperó un repertorio lítico compuesto por lascas unifaciales, azadas, manos de moler, golpeadores y yunques fabricados con rocas metamórficas locales (Salgado, 1988-1990). En el valle de Pubenza (Cordillera Central) el sitio San Isidro (*ca.* 1600 msnm) se recuperaron importantes evidencias en un nivel datado hacia la frontera Pleistoceno/Holoceno entre ellas una tecnología lítica compuesta por cientos de artefactos manufacturados en chert y obsidiana como lascas retocadas y no retocadas, bifaces lanceoladas y manos de moler sin asociación a restos de fauna (Gnecco, 1994, 2000, 2003). De manera interesante aparte de los artefactos se hallaron semillas carbonizadas de *Persea* spp. y *Erythrina* así como granos de almidón de *Xanthosoma*, *Ipomea*, *Manihot* y *Maranta* cf *arundinacea* además de otros pastos y leguminosas (Piperno y Pearsall, 1998:200).

Simultáneamente a la investigación llevada a cabo en el sur Occidente otros estudios arqueológicos en la cuenca del Amazonas permitieron el hallazgo de Peña Roja, un sitio al aire libre ubicado en el Caquetá medio y datado a inicios del Holoceno (Gnecco y Mora, 1997). En este sitio el conjunto lítico estuvo compuesto por hojas unifaciales, raspadores, raederas, lascas concoidales, taladros, choppers y cuñas fabricadas en cuarzo, chert, rocas ígneas y metamórficas así como placas de molienda, cantos rodados con bordes desgastados golpeadores y yunques (Gnecco y Mora, 1997; Mora y Gnecco, 2003). Adicionalmente se hallaron cientos de semillas carbonizadas pertenecientes a diferentes géneros de palmas (Morcote *et al.*, 1998), junto con fitolitos de *Lagenaria* spp., *Calathea allouia* y *Cucurbita* spp. (Mora y Gnecco, 2003; Piperno y Pearsall, 1998), sugiriendo la importancia de la explotación de recursos vegetales entre los grupos tempranos de la Amazonía. Recientemente, Morcote (2012) y Morcote *et al* (2014) presentaron nuevas evidencias provenientes de Peña Roja que incluyen nuevas fechas en el noveno milenio antes del presente así como restos arqueobotánicos y herramientas líticas que expanden los hallazgos previos en este sitio.

En las tierras bajas tropicales del Magdalena Medio una serie de sitios tempranos importantes incluyendo Nare, La Palestina 1 y 2, San Juan de Bedout y Peñones de Bogotá fueron descubiertos y excavados durante la década pasada (para una síntesis ver López 2008). En estos sitios estratificados localizados al aire libre y datados entre *ca.* 10,400 y 8500 años ¹⁴C AP se halló un repertorio lítico variado el cual incluye lascas simples, raspadores plano-convexos, puntas de proyectil cola de pez triangulares con alas rectas, oblicuas y redondeadas, puntas delgadas manufacturadas en chert o cuarzo. Estas herramientas fueron halladas sin asociación a ningún tipo de recurso vegetal o animal a pesar de la sugerencia de López (2008) sobre la relación entre dicho repertorio y la caza de megafauna. De hecho Otero y Santos (2002) indicaron que una alternativa viable era que este tipo de herramientas fueran empleadas en la explotación de la fauna local compuesta por mamífero, reptiles y aves de tamaño mediano y pequeño.

Recientemente en el Cauca medio y el Valle del río Porce (Cordillera Central, *ca.* 1650-2100 msnm), una serie de sitios estratificados localizados al aire libre cuyos fechados llegan incluso al Pleistoceno final fueron excavados (Castillo y Aceituno, 2006; Aceituno y Loaiza, 2007). En sitios como el Jazmín (Cauca Medio) (Aceituno y Loaiza, 2007) y La Morena (Porce Medio) (Santos, 2010) la tecnología lítica consistente principalmente en lascas unifaciales, hachas, azadas, bases de molienda, cantos rodados con bordes desgastados indican una clara orientación hacia la explotación de recursos vegetales, algo que no se verifica en sitios contemporáneos de la Sabana de Bogotá y el Magdalena Medio (Aceituno *et al.*, 2013; Aceituno y Loaiza, 2014; Delgado *et al.*, 2015b). Así mismo, recientemente Dickau *et al* (2015) presentaron nuevas fechas y nuevos sitios tempranos para esta región que complementan los resultados obtenidos hasta la fecha.

Finalmente, en el contexto del poblamiento inicial de la región se encontraron dos sitios ubicados cronológicamente en el Pleistoceno final cuya relación con el resto no puede establecerse aún pero deben mencionarse. El primero es un sitio al aire libre llamado Pubenza ubicado en las tierras bajas del Valle del Magdalena en Cundinamarca en donde restos de mastodonte junto con ocho lascas fueron encontradas en un nivel datado en $16,400 \pm 420$ (GrN-19857) (Correal *et al.*, 2005). Aspectos relacionados con la asociación real entre artefactos y los restos de megafauna así como su depositación en un contexto de alta energía y un fechado que se desprende del total de los sitios tempranos a nivel regional impiden por el momento integrarlo de manera fehaciente al registro arqueológico temprano de Colombia. En el otro sitio denominado El Jordán (Cordillera Central), localizado también a cielo abierto, en su nivel inferior datado en $12,910 \pm 60$ (Beta-111972) se hallaron algunos pocos artefactos (Salgado, 1998). Si bien el fechado puede corresponder con la fase inicial de exploración de la región, la

integridad estratigráfica del sitio y la escasa información arqueológica reportada impiden evaluar la asociación fechado-evento y el carácter antrópico del sitio y los artefactos.

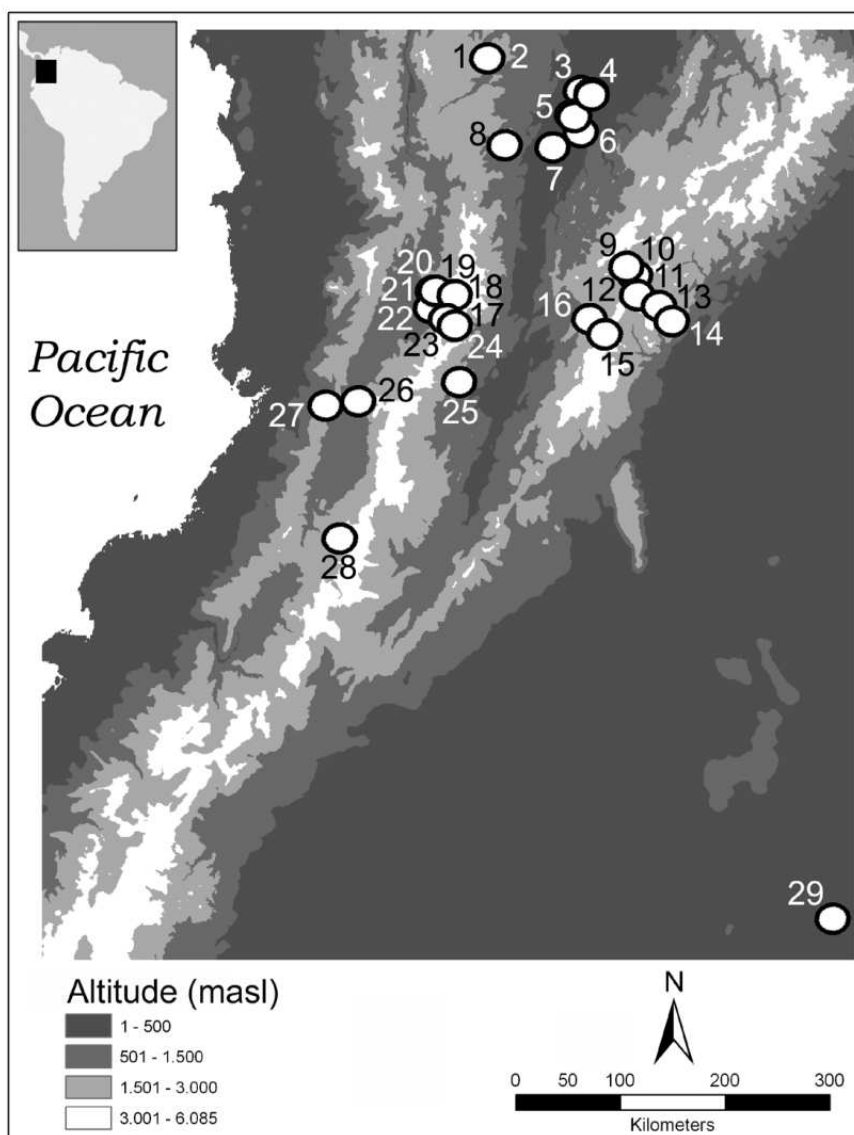


Figura 4.2. Mapa de distribución de sitios arqueológicos en el rago cronológico 8000-12,000 año ^{14}C AP. 1, Sitio 045; 2, Sitio 021; 3, La Palestina 1; 4, La Palestina 2; 5, San Juan de Bedout; 6, Peñones de Bogotá; 7, Nare; 8, La Morena; 9, Neusa; 10, Checua; 11, El Abra; 12, Tibitó; 13, Sueva I; 14, Gachalá; 15, Tequendama I; 16, Galindo I; 17, El Antojito; 18, La Pochola; 19, El Jazmín; 20, La Selva; 21, San Germán II; 22, 66PER001CUBA; 23, Salento 24; 24, Salento 21; 25, El Jordán; 26, Sauzalito; 27, El Recreo; 28, San Isidro; 29, Peña Roja.

IV.1.2 Secuencias de fechados radiocarbónicos

Recientemente Delgado *et al.* (2015b) compilaron y analizaron críticamente la base de fechados radiocarbónicos disponible para la región (N=82) correspondiente a la transición Pleistoceno/Holoceno (*ca.* 12,000 – 8000 años ^{14}C AP) con el fin de hacer inferencias sobre el

ritmo, tiempo y patrón de poblamiento así como sobre la estructura espaciotemporal del registro arqueológico temprano en un contexto paleoambiental. A nivel geográfico este estudio mostró que los sitios con fechas más tempranas están distribuidos en el Altiplano Cundiboyacense (Cordillera Oriental) y en el valle del Magdalena Medio. Al occidente la ocupación de las Cordilleras Central y Occidental así como del Valle del río Cauca parece ser un fenómeno más tardío. Al oriente el único sitio descubierto en la cuenca del Amazonas, Peña Roja, sugiere la ocupación del bosque tropical durante el Holoceno temprano. Asimismo la distribución altitudinal de los sitios (0-500 msnm, 1000-2000 msnm, and 2500-3000 msnm) indica que notablemente los fechados más tempranos provienen del rango de 2500 – 3000 msnm (Tibitó and El Abra, Altiplano Cundiboyacense). La ocupación del piso térmico más bajo representado por la cuenca del Magdalena Medio parece ser más tardía alrededor de los 10,500 años ^{14}C AP en sitios como Nare, La Palestina 2, y San Juan de Bedout. El segundo piso ubicado entre los 1000 y 2000 msnm en la cordillera Central y Occidental registra ocupaciones alrededor del inicio del Holoceno. Un aspecto interesante que se desprende del presente análisis es que los sitios más tempranos se ubican en las tierras altas lo cual indica un sesgo metodológico, esto es mayor investigación en ciertas áreas lo cual produce una distribución asimétrica del registro. El análisis del patrón temporal de distribución de los fechados correspondientes a la transición Pleistoceno/Holoceno, tanto calibrados (2 sigmas) como no calibrados, exhiben una misma tendencia esto es una señal débil e interrumpida previo a los 11,000 años ^{14}C AP y fuerte y continua posterior a esa fecha particularmente en la última parte del Pleistoceno (Figura, 4.3).

En términos del escenario paleoambiental en el cual ocurrió el poblamiento humano inicial del noroccidente de Sudamérica, si las dos fechas pre 11,000 años ^{14}C AP son aceptadas, entonces la colonización inicial del área de estudio comenzó probablemente durante el Interstadial Guantiva (*ca.* 12,500 – 11,000 años ^{14}C AP), un periodo en el cual el Altiplano Cundiboyacense presentaba condiciones relativamente cálidas y húmedas lo que permitió la expansión del bioma de bosque frondoso templado (*cool grassland/shrub biome*) y un movimiento ascendente de la línea superior del bosque (Figura, 4.4). Alternativamente si ambas fechas son consideradas provisionalmente como dudosas, debido a su desprendimiento del resto a pesar de no comportarse como *outliers* en un sentido estadístico, entonces el proceso de colonización empezó durante el Estadial El Abra contemporáneo con la Cronozona Younger Dryas (~ 11,000 – 10,000 años ^{14}C AP). En cualquier caso fue durante este pulso frío que la primera población fundadora alcanzó una indiscutible visibilidad arqueológica representada por una diversidad de contextos depositados en diferentes escenarios ambientales en el Altiplano Cundiboyacense y la cuenca del Magdalena Medio.

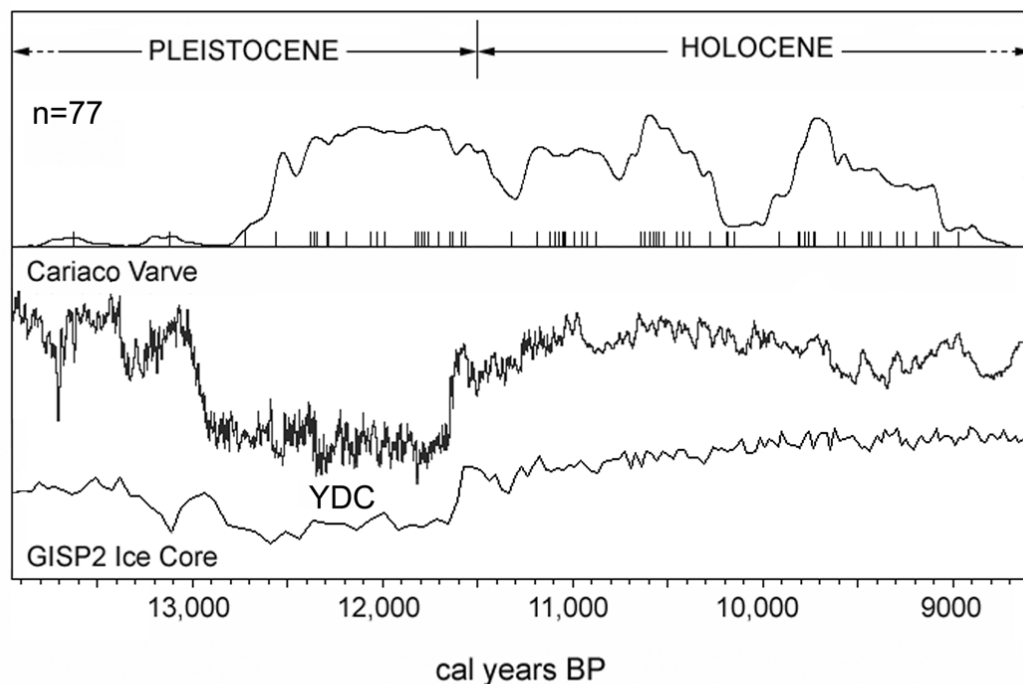


Figura 4.3. Curva de probabilidades sumadas de fechados ^{14}C calibrados (2 sigmas) de la región noroccidental de Sudamérica comparada con dos *proxies* paleoclimáticos: GISP2 $\delta^{18}\text{O}$ (Meese *et al.*, 1997) y varvas de la cuenca Caraico (Hughen *et al.*, 1998). YDC: cronozona Younger Dryas. Tomado de Delgado *et al* (2015b).

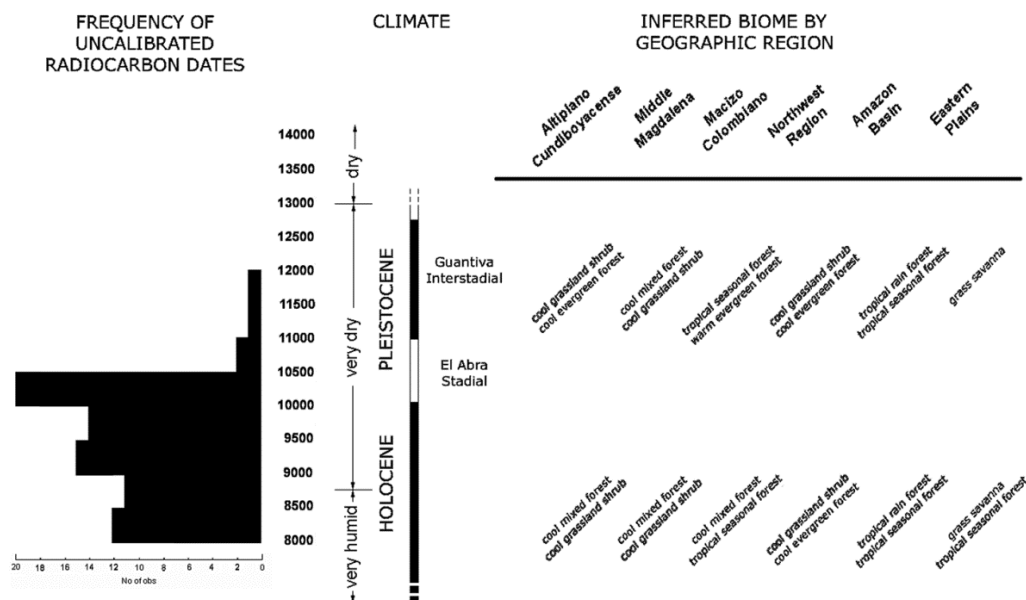


Figura 4.4. Histograma de fechados ^{14}C no calibrados contra la carta paleoambiental por región del noroccidente de Sudamérica durante la transición Pleistoceno/Holoceno. Tomado de Delgado *et al* (2015b).

IV.1.3. Relaciones interregionales

Los datos disponibles sugieren que la diversidad en los conjuntos líticos a nivel regional, a menudo definidas como tradiciones líticas, pueden ser explicadas en términos geográficos y cronológicos. Respecto al tiempo de llegada de los primeros grupos humanos existen algunas incertidumbres derivadas de la interpretación de la evidencia lítica y el registro cronológico (ver arriba). Los datos provenientes de la Sabana de Bogotá y las fechas sugeridas para la tradición El Jobo indicarían una edad “pre-Clovis” para las ocupaciones más tempranas del norte de Sudamérica aunque dicha relación no se ha establecido sobre la base de evidencias fuertes (Dillehay, 2000; Delgado *et al.*, 2015b). Las diferencias cronológicas entre las tradiciones Abriense y El Jobo no indican claramente si ambas pertenecen a la misma expansión Pleistocénica que llegó a Sudamérica siguiendo la línea de costa del Caribe o si pertenecen a grupos fundadores diferentes procedentes de distintos puntos geográficos. Lo que sí parece indicar el registro es el papel importante de los valles de los grandes ríos, el Magdalena y el Cauca, en la colonización del interior norte de los Andes. En términos de las relaciones espaciales, la conexión entre la Sabana de Bogotá y otras regiones durante el Pleistoceno tardío no es clara aún. El flujo de materias primas desde el valle del Magdalena hacia el Altiplano Cundiboyacense como se demostró por el conjunto lítico Tequendamiense indicaría relaciones desde el Pleistoceno final. Otros autores sin embargo sugieren interpretaciones alternativas que indican que los dos conjuntos de la Sabana de Bogotá, Abriense y Tequendamiense, pertenecerían al mismo(s) grupo(s) cuyo repertorio lítico reflejaría economías de amplio espectro y que la presencia de materia prima del Magdalena en la Sabana no refleja más que patrones de alta movilidad poniendo en duda una hipotética relaciones entre diferentes grupos humanos en ambas regiones (Niuwenhuis, 1998, 2002; Gnecco, 2000). Asimismo la relación entre los conjuntos líticos Abriense y del valle del Magdalena no puede confirmarse dada la ausencia de contextos en la última región previo a los 10,500 años ^{14}C AP. Las relaciones entre el área central, integrada por el Altiplano Cundiboyacense y el valle del Magdalena, y el sur de Colombia se ven oscurecidas por la escasez de información aunque la existencia de dos sitios con cronologías pre 11.500 años ^{14}C AP (Pubenza y El Jordán) probablemente indica que otros grupos estaban operando en la región en ese momento aunque una relación tecnológica no es posible de establecer dado que ambas tecnologías si bien reflejan economías de amplio espectro no poseen, de acuerdo con los pocos datos, una relación estrecha (Aceituno *et al.*, 2013; Delgado *et al.*, 2015b).

Como se mencionó previamente la cantidad de fechas y los sitios se incrementaron hacia los 10,000 -9500 años ^{14}C AP lo cual indicaría solo tomando en cuenta la evidencia demográfica y los patrones de movilidad que a partir de ese momento probablemente se hayan dado contactos

y posibles relaciones a nivel intra e interregional. Durante este marco temporal también hay evidencias de contactos entre grupos del altiplano y el valle del Magdalena vía corredores interandinos como es evidenciado por la similitud tecnológica de los contextos en lo que respecta a la reducción bifacial, talla y la presencia de materias primas alóctonas (Correal, 1986; López, 1999). Diferentes hallazgos de herramientas líticas en superficie y en estratos indican posibles relaciones entre el Magdalena Medio y la cordillera Central donde comienza a caracterizarse una tradición lítica compuesta por la presencia de herramientas en forma de azadas y otras herramientas para el procesamiento de vegetales. En esta discusión se resalta el valle del río Magdalena como región clave para establecer relaciones espacio-temporales en este caso con la cordillera central (Aceituno *et al.*, 2013). Las puntas de proyectil encontradas en los ríos Porce y Medellín permitieron a Aceituno y colegas (2013) sugerir a manera de hipótesis que dichos restos fueron descartados por cazadores – recolectores del Magdalena durante exploraciones en busca de nuevos territorios y recursos durante la frontera Pleistoceno/Holoceno, un periodo muy inestable en términos ambientales y climáticos que afectó profundamente la distribución de los recursos (van der Hammen, 1974; Piperno y Pearsall, 1998). Así en términos generales el registro arqueológico sugiere una conexión entre las cordilleras Oriental y Central, articuladas principalmente por el valle del Magdalena pero usando la cuenca entera y pequeños valles interandinos como conexiones entre regiones a lo largo del gradiente altitudinal en ambas cordilleras (Aceituno *et al.*, 2013). Asimismo en San Isidro Gnecco (1994, 2000) recuperó lascas bifaciales entre ellas varias puntas de proyectil manufacturadas en chert y obsidiana las últimas con muchas similitudes morfológicas y tecnológicas a las de otros sitios del Ecuador indicando posibles relaciones entre cazadores-recolectores andinos. Igualmente llama la atención que en ambas regiones (Cauca Medio y Valle de Pubenza) hayan tecnologías enfocadas en la explotación de recursos vegetales

El incremento de la visibilidad arqueológica durante el Holoceno temprano (*ca.* 10,000 – 8000 años ¹⁴C AP) refleja cambios poblacionales importantes entre ellos aumentos demográficos (principalmente en el tamaño poblacional y tamaño efectivo) lo cual habría permitido, de acuerdo con modelos como la geografía evolutiva (Lahr y Foley, 1998), expansiones y dispersiones especialmente a lo largo de los Andes donde el grueso de los sitios se encuentran. Sobre la base de la orientación económica reflejada por la tecnología lítica algunos autores han sugerido desplazamientos poblacionales multidireccionales de grupos con economías de amplio espectro que se movieron y poblaron inicialmente los bosques andinos en tierras bajas y altas a través de corredores interandinos (*i.e.* valles) y subsecuentemente alcanzando ecosistemas a lo largo de las dos principales cuencas hidrográficas -el Magdalena y el Cauca- (Anderson y Gillan, 2000; Dillehay, 2000; Miotti, 2006; Aceituno, 2007; Aceituno y Loaiza, 2007; Miotti y Maghin, 2012; Aceituno *et al.*, 2013; Delgado *et al.*, 2015ab). La tecnología lítica también

refleja alta heterogeneidad entre regiones resaltando la emergencia de herramientas para el procesamiento de plantas en algunos casos mientras que en otros marca su incremento. Las nuevas condiciones ambientales generadas por el incremento de la temperatura y humedad (en algunos casos asincrónico) permitieron la expansión de los bosques, de tipo lluvioso principalmente, generando a su vez múltiples respuestas dependiendo de las características cambiantes de los ecosistemas como el manejo de recursos vegetales en el bosque tropical y premontano, (Cavelier *et al.*, 1995; Gnecco, 2003; Aceituno y Loaiza, 2007 ; Santos, 2010), el incremento en la caza de especies menores y la recolección de gasterópodos en la Sabana de Bogotá (Correal y van der Hammen, 1977; Correal, 1986, 1990a) y adaptaciones a ecosistemas de río en la cuenca del Valle del Magdalena (López, 2008; Otero y Santos, 2002). La expansión de los rangos geográficos de diferentes poblaciones permitió en últimas la dinámica compleja vista durante el Holoceno temprano (Delgado *et al.*, 2015b).

IV.2. El contexto bioantropológico

IV.2.1. La evidencia genética

Recientemente se han propuesto varios modelos sobre el poblamiento temprano de la región empleando distintas clases de evidencia biológica. Así, a través del estudio múltiples marcadores moleculares de herencia biparental y uniparental [autosómicos, Cromosoma-X, mitocondriales (ADNmt), Cromosoma-Y] en grupos amerindios contemporáneos, varios autores han sugerido hipótesis sobre el tiempo de entrada de los primeros pobladores, el número de dispersiones, rutas de ingreso, y la relación entre diversidad lingüística y genética en la región (Ruíz-Linares *et al.*, 1999; Mesa *et al.* 2000; Keyeux *et al.*, 2002; Briceño *et al.*, 2003; Keyeux y Usaquen 2006; Melton *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2007; Usme-Romero *et al.*, 2013; Yunis y Yunis, 2013). Rodas (1997); Keyeux *et al* (2002), y Keyeux y Usaquén (2006), basándose en los patrones de distribución geográfica de haplogrupos del ADNmt (aunque también los genes nucleares APOE, ACE y APOB presentaron la misma distribución) en grupos amerindios de Colombia (N=25)¹, propusieron un modelo para explicar la colonización inicial del noroccidente de Sudamérica. De acuerdo con estos autores existe una importante diferenciación filogeográfica la cual se relaciona tanto con el aislamiento genético causado por la barrera natural de la cordillera de los Andes, como con el ingreso de dos poblaciones fundadoras durante la frontera Pleistoceno/Holoceno. Este escenario indica que una de ellas arribó desde América Central a través del Istmo de Panamá y colonizó la región Noroccidental de Colombia

¹ Los grupos investigados fueron Chimila, Coreguaje, Curripaco, Embera (Chocó), Guahibo-Sikuani, Guambiano, Guane-Butaregua, Guayabero, Huitoto, Ijka-Arhuaco, Ingano, Kogui, Murui-Muinane, Nukak, Paez, Pasto, Piaroa, Siona, Tucano, Tule-Cuna, Waunana, Wayuu, Wiwa, Yuco-Yukpa y Zenu. Para conocer su distribución geográfica ver Keyeux et al (2002).

(NO) integrada por la región Andina así como por las costas Pacífica y Atlántica. Una segunda población ancestral arribó desde el Sur de Norteamérica a través de la cadena insular Antillana, poblando la región Suroriental (SE) conformada por las cuencas del Amazonas y del Orinoco. Así la región debería representar un punto focal con alta diversidad biológica. Aquellos grupos que habitan la región NO presentan altas frecuencias del haplogrupo A y una total ausencia del haplogrupo D, mientras que las que habitan la región SE exhiben frecuencias altas y medias de D y bajas frecuencias de A. Dicho patrón parece tener un sustento lingüístico, es decir la rama SO está compuesta por grupos de lenguas makú, tucano-barbacoa y witoto-saliva mientras que la rama NO está integrada por poblaciones de lengua choco-chibcha. Los autores indicaron que el registro arqueológico apoya fuertemente el presente modelo aunque no presentaron ninguna evidencia para corroborarlo. Un aspecto que llama la atención de los estudios mencionados relacionado con las inferencias a nivel geográfico y lingüístico es su falta de sustento estadístico por ejemplo no hay análisis de correlaciones entre la diversidad genética, lingüística y geográfica y estudios de diversidad por subregiones. Asimismo la falta de resolución genética (*i.e.* análisis de subhaplogrupos o haplotipos del ADNmt) sugiere que nuevos escenarios pueden emerger. A nivel del subcontinente estos autores resaltaron que otros grupos amerindios de América Central presentan exactamente el mismo patrón de distribución de haplogrupos visto en la región NO de Colombia y así mismo afinidades lingüísticas (Merriwether *et al.*, 1995; Schurr *et al.*, 1990; Torroni *et al.*, 1990). Por otro lado según Keyeux y colegas los grupos del subcontinente básicamente de la cuenca del Amazonas, los Andes centrales y la Pampa exhiben las mismas frecuencias de los linajes mitocondriales de la región SE de Colombia (Torroni *et al.*, 1990; Merriwether *et al.*, 1995; Batista *et al.*, 1995; Lalueza-Fox, 1996). Estudios recientes enfocados en otros grupos amerindios del Norte de Sudamérica tienden a corroborar este patrón dual de la diversidad mitocondrial visto tanto en Venezuela (Castro de Guerra *et al.*, 2008) como en Colombia (Melton *et al.*, 2007). Específicamente Melton y colegas (2007) indicaron que sus muestras chibcha-hablantes (Kogui, Arsario e Ijka) y un grupo de lengua Arawak (Wayuú) de la región noroccidental de Colombia poseen estrechas relaciones biológicas con Nativo-Americanos de Centro América, mientras que su relación con grupos de la región oriental de Sudamérica (cuenca del Amazonas y Brasil) así como de los Andes del sur es distante. Estos autores sugieren que una expansión-chibcha, desde Centro América hacia el norte de Sudamérica a través del Istmo de Panamá, relacionada con cambios en las estrategias de subsistencia producidas por las modificaciones ecológicas ocurridas hace 7000 y 10,000 años produjo el patrón de diversidad genética visto. Adicionalmente estos últimos autores sugieren aspectos interesantes para la historia poblacional de los grupos amerindios Chibcha-hablantes de Colombia entre ellos 1) las diferencias entre grupos Chibchas del Noroccidente de Colombia y de Centro América puede indicar una migración más temprana pre 7000-10,000 AP; 2) existe una relación cercana entre grupos de la costa Caribe de Colombia y grupos Mayas indicando

relaciones cercanas entre los troncos Chibcha y Maya posiblemente a causa de un origen común; 3) la temprana expansión poblacional centroamericana representa una diáspora Chibcha la cual al entrar al norte de Sudamérica se encontrarían con la barrera de los Andes lo cual sugiere un retroceso poblacional causando alta densidad demográfica en Panamá; 4) las fechas de coalescencia obtenidas sugieren un origen común para todos los grupos de afinidad chibcha hace 15 mil años y 5) microevolución *in situ* (poco flujo génico) de los grupos chibcha-hablantes del Caribe colombiano e ingreso previo al periodo de desarrollo regional.

Otros estudios genéticos basados en un espectro más amplio de marcadores (ADNmt, autosómicos y del cromosoma-Y) y de poblaciones sugieren la posible existencia de una, dos o más poblaciones fundadoras las cuales seguirían una ruta de poblamiento única a través del Istmo de Panamá. Dichos grupos no presentarían una diferenciación clara a nivel regional o estructuramiento espacial a causa de los efectos de la deriva y flujo génico, los cuales actuaron desde por lo menos el Holoceno temprano (entre *ca.* 10.000-9000 años ¹⁴C AP) (Ruíz-Linares *et al.*, 1999; Mesa *et al.*, 2000; Torres *et al.*, 2006). Ruiz-Linares *et al.* (1999) estudiaron varios marcadores del cromosoma-Y (microsatélites) y encontraron alta diversidad en la región compatible con al menos dos poblaciones fundadoras. Asimismo indicaron que la mayoría de los cromosomas DYS199C son autóctonos sugiriendo que al menos dos haplotipos fundadores (DYS199T y DYS199C) estuvieron presentes en los pobladores iniciales y al menos uno de ellos al estar presente en gran parte de los grupos amerindios distribuidos ampliamente en América indica que fue introducido por los fundadores del continente. Los análisis de coalescencia (asumiendo un haplotipo fundador para cada linaje) indican fechas con un rango muy amplio que no permiten indicar con certeza su ingreso a la región (DYS199T *ca.* 3700 y 13,000 años AP y DYS199C *ca.* 5200 y 18,600 años AP). En esa misma dirección Mesa *et al.* (2000) desde haplogrupos del ADNmt corroboraron varios de los hallazgos a partir del cromosoma Y (Ruíz-Linares *et al.*, 1999), esto es alta diversidad genética, concordancia entre los marcadores maternos y paternos lo cual sugiere un índice similar de migración entre hombres y mujeres y de manera interesante los haplotipos maternos y paternos no se agrupan en un sentido geográfico contradiciendo así los resultados de Keyeux y colegas. Otro hallazgo interesante a partir de análisis del ADNmt es la sugerencia de la presencia de un linaje revertante del haplogrupo C en grupos del oriente de Colombia de lengua Tucano-Ecuatorial que podría reflejar procesos de deriva relacionados con un asilamiento justo después de la llegada de los grupos fundadores, altos índices de flujo génico posterior a ese evento y patrones de migración similares entre grupos de esta región de Colombia (Torres *et al.*, 2006). Esto tiene relevancia si tenemos en cuenta que la interpretación común es la sugerencia de expansiones poblacionales posterior a la llegada de los grupos fundadores donde el contacto más que el asilamiento fue la norma. Por otro lado, Wang *et al.*, (2007) a partir del estudio de marcadores

autosómicos (microsatelitales) sugirieron una clara estructuración espacial de la diversidad genética en donde los amerindios del Occidente y el Oriente son muy diferentes entre sí. Se detectó mayor variación y baja estructura poblacional en el lado Occidental que en el Oriental. Adicionalmente, sus datos son consecuentes con una única población fundadora aunque altamente diversa, así como con una ruta de ingreso costera y una serie de efectos fundadores durante la fase de inicial poblamiento.

Recientemente, Usme-Romero *et al.* (2013) y Yunis y Yunis (2013) estudiaron la diversidad materna en Colombia (ADNmt) en una amplia cantidad de grupos amerindios (n=21) distribuidos por todo el territorio. A pesar que estos estudios son los más recientes y presentan alguna sofisticación en el tratamiento estadístico de los datos tampoco evalúan la diversidad a nivel de subhaplogrupos lo que indica poca resolución en los análisis. Los autores encontraron alta diversidad y variación clinal de los haplogrupos donde el haplogrupo A posee altas frecuencias en el norte y bajas en el sur, el C y D poseen un patrón contrario y el B fue más frecuente en el occidente disminuyéndose hacia el oriente. Los análisis de diversidad hallaron gran variación a nivel intrapoblacional y diferenciación entre las regiones norte y sur respectivamente. A diferencia del trabajo de Keyeyux y colegas este estudio evaluó la correlación entre la diversidad genética, lingüística y geográfica y no encontró relación entre la variación lingüística y genética pero si entre la variación genética y la geografía y también a nivel lingüístico y geográfico donde los grupos del norte de Colombia básicamente chibcha-hablantes son muy diferentes de los grupos del occidente y sur-oriente de Colombia en su gran mayoría Tucano-hablantes. Contrario a otros estudios recientes (Lewis, 2010) estos estudios revelan que la alta diversidad vista no sugiere ningún cuello de botella previo al ingreso de los fundadores a Sudamérica. Finalmente, estos autores llaman la atención sobre procesos de diferenciación a nivel intraregional así como la distinción de los grupos chibcha-hablantes del Noroccidente de Sudamérica y Centro América respecto a otros grupos de Norteamérica y del resto de Sudamérica y el escaso rol de la cadena montañosa de los Andes en la diferenciación vista.

Por otra parte algunos investigadores han obtenido información genética (ADNmt) en muestras prehispánicas de Colombia, no obstante debido a la existencia de sesgos relacionados con la ausencia de contextos arqueológicos y cronológicos confiables, así como la falta de controles de efectos tafonómicos e incluso de los protocolos de extracción y control de contaminación dichos resultados deben ser vistos con precaución (Monsalve *et al.*, 1996; Fernández 1999; Silva *et al.*, 2008). Aún así recientemente se han obtenido resultados confiables (Barreto *et al.*, 2007; Casas-Vargas *et al.*, 2011), los cuales permiten tener una aproximación a la variabilidad genética prehispánica aunque con una profundidad temporal no mayor a los 3000 ¹⁴C años AP, debido a que los estudios sobre muestras del Holoceno temprano y medio (Fernández, 1999), son muy

controversiales al no indicar cómo se extrajo el material genético, bajo qué condiciones y protocolos, ausencia de corroboración de los resultados, etc. De acuerdo con estas investigaciones distintas muestras de la región Nororiental, del Altiplano Cundiboyacense y del valle del río Cauca presentaron frecuencias variables de los cuatro haplogrupos mitocondriales americanos A, B, C y D. Esto descartaría al menos durante el lapso de tiempo considerado componentes genéticos extraamericanos en la región previa a la conquista Europea (contra Neves *et al.*, 2007). No obstante Casas-Vargas *et al.* (2011) reportaron coincidencias a nivel haplotípico entre guanés prehispánicos y grupos de China, Mongolia y Siberia, estas regiones no obstante albergaron a algunos de los ancestros Amerindios por lo que dicha relación no es inesperada. Los análisis de biodistancias mostraron un patrón de estructuramiento geográfico similar al actual, es decir diferenciación regional y alta diversidad.

Como comentario final es necesario mencionar que la evidencia molecular de los grupos amerindios de Colombia ha sido empleada en estudios continentales que han abordado el poblamiento temprano los cuales aparentemente dan soporte a modelos totalmente distintos entre ellos de una única migración con diferencias este-oeste y una ruta costera (Wang *et al.*, 2007); flujo génico recurrente (Ray *et al.*, 2010); tres diferentes grupos (primeros Americanos, esquimo-aleutianos y na-dene hablantes) ingresando al continente en diferentes momentos por una ruta costera (Reich *et al.*, 2012) y de rápida divergencia durante la colonización inicial de América y momentos de entrada no superiores a los 16,000 años AP para toda América y para la región hace aproximadamente 11,700 años AP (Gravel *et al.*, 2013). Esto sugiere que las diferencias en dichos modelos no están en las evidencias propiamente dichas sino en su interpretación y enmarcamiento en uno u otro modelo.

IV.2.2. La evidencia morfológica

Por otro lado en cuanto a la evidencia morfológica se han realizado algunos esfuerzos por explicar a partir de patrones de variación fenotípica de grupos prehispánicos y actuales el primer poblamiento de la región. Los primeros intentos se remontan a la década de 1940 cuando Paul Rivet estudió varias series prehispánicas de la región para refutar algunas de las ideas de Hrdlička sobre la homogeneidad biológica en América (Rivet, 1943). Así existen algunos modelos que han abordado el poblamiento inicial de la región los cuales hacen interpretaciones muy distintas sobre dicho proceso y sugieren el rol de distintos factores evolutivos en los procesos de diferenciación poblacional posterior al ingreso y en la generación de la diversidad morfológica en diferentes momentos del Holoceno. Entre ellos están los que favorecen mecanismos de dispersión y altos índices de flujo génico así como la llegada de múltiples grupos colonizadores (Sacchetti, 1988), el arribo de una única población fundadora más plasticidad y selección (microevolución *in situ*) (Rodríguez J.V. 1983, 1995, 1999, 2001, 2007;

Rodríguez y Vargas 2010) y combinaciones de diversos factores azarosos y no azarosos más la llegada de una población ancestral y el rol de factores ambientales (Correal y van der Hammen, 1977; Correal, 1990b) y el arribo de dos grupos bien diferenciados (Neves *et al.*, 2007).

El antropólogo italiano Alfredo Sacchetti (1988) fue uno de los primeros investigadores en analizar la variabilidad craneofacial de grupos prehispánicos en Colombia a nivel estadístico. Si bien su enfoque es mayoritariamente tipológico (demotipos) propone distintas hipótesis sobre el origen de la variabilidad. De acuerdo con la interpretación de este autor hay diferentes demotipos (*i.e.* linajes) que indican el ingreso de múltiples grupos a la región la mayoría provenientes de Centro América así como del Caribe y del Orinoco. También sugiere que los grupos más tempranos (precerámicos) se diferencian de los más tardíos (agrícolas) y que los primeros generaron parte de la variabilidad vista en momentos posteriores pero complementada con múltiples expansiones provenientes de diferentes áreas Colombia y otras regiones de Sudamérica. Asimismo alude a la presencia de factores ambientales como responsables de dispersiones poblacionales en la región ocurridos en diferentes momentos del Holoceno. Finalmente, a nivel continental el autor indica que dos demotipos de Colombia se hallan dispersos por toda Sudamérica entre grupos tempranos de Ecuador, Bolivia, Brasil y Argentina indicando expansiones justo después del arribo de los primeros pobladores desde el oriente de Colombia hasta Brasil. Las rutas más importantes serían la costa pacífica y las planicies del este de Sudamérica.

Otro de los modelos ha sido propuesto por J.V. Rodríguez (Rodríguez J.V. 1983, 1995, 1999, 2001, 2007; Rodríguez y Vargas, 2010; Rodríguez, 2014; Vargas, 2014) quien sobre la base de la comparación de los patrones de variación continua y discontinua a nivel craneofacial y dental en muestras prehispánicas de la región propuso un escenario de poblamiento conservativo de evolución gradual cuyos aspectos más relevantes se resumen a continuación: 1) pequeños grupos de cazadores especializados pertenecientes a una única población ancestral, procedentes del Istmo de Panamá, ingresaron y se expandieron por toda la región a través de valles interandinos durante el Pleniglacial (*ca.* 26,000-14,000 años ¹⁴C AP); 2) entre *ca.* 14,000 – 12,000 años ¹⁴C AP grupos de cazadores especializados de megafauna provenientes del Valle del Magdalena arribaron a la Sabana de Bogotá a través de valles interandinos y se asentaron en los abrigos rocosos del Abra y Tequendama; 3) las muestras más tempranas de esta región, quienes presentaban un patrón craneofacial paleoamericano, serían las representantes de la población antecesora donde una parte se dispersaría a través del valle del río Sogamoso-Chicamocha, mientras que otra porción llegaría a la Sabana de Bogotá a través del valle del río Bogotá. Posteriormente algunos grupos cazadores-recolectores después de traspasar la cordillera Central se expandirían hacia el valle del río Cauca y desde allí hacia el sur del país; 4) en la Sabana de Bogotá las poblaciones cazadoras-recolectoras evolucionaron *in situ*

con leves modificaciones ocurridas hacia el 8000 y 6000-5000 AP relacionadas con cambios climáticos adversos (que afectaron la distribución de recursos) y altos índices de crecimiento demográfico lo que produjo dispersiones a otras regiones; 5) hacia los 3000 - 2000 años ¹⁴C AP se evidencia mayor estabilidad económica y social a causa del desarrollo de un modo de vida agrícola incipiente; 6) posterior a los 2000 años ¹⁴C AP existe un crecimiento demográfico impresionante y aumento de la complejidad social a causa de la explotación agrícola intensiva. La evidencia morfológica de este escenario revela estabilidad evolutiva durante el Holoceno temprano/medio así como transformaciones a nivel craneofacial y dental en el Holoceno medio pero fundamentalmente en el Holoceno tardío final, que se relacionan con cambios en los modos de subsistencia (cazador-recolector - agricultor incipiente - agricultor intensivo) y cambios ambientales drásticos. Dichas transformaciones a nivel dental poseen patrones espaciales y temporales los cuales muestran que los grupos de los valles interandinos poseen molares y premolares más grandes y caninos e incisivos más pequeños y los grupos tempranos poseen dientes más grandes y los más tardíos más pequeños a excepción de Aguazuque. La reducción dental estuvo acompañada por una tendencia hacia la braquicefalización (ampliación del frontal) y reducción del aparato masticatorio especialmente de la mandíbula. Estos cambios son explicados por presiones selectivas actuando sobre la morfología craneal y dental relacionados con los cambios arriba mencionados. Hacia el Holoceno tardío final (los últimos 1000 años antes al contacto hispano) se detectaron diferentes tendencias de reducción y aumento del tamaño dental en diferentes regiones como la Sabana de Bogotá, Norte de Santander, Valle del Magdalena y Valle del Cauca. En ese mismo momento es evidente una gran homogeneidad craneofacial entre grupos Muisca y una diferenciación respecto a otras muestras chibcha-hablantes (guanes, chitareros).

Un aspecto evidente de este escenario es la estabilidad morfológica y evolutiva ocurrida durante gran parte del Holoceno con modificaciones “mínimas” ocurridas posterior a los 5000 años AP. Esto sugiere que la divergencia poblacional vista se relaciona con la acción de presiones selectivas y no con la llegada de nuevas morfologías, diferentes ancestros y/o reemplazos poblacionales. Por último este autor llama la atención sobre distintos aspectos de relevancia para la historia poblacional de la región así como sugieren la forma de dispersión de la población fundadora en la región. Una vez en Colombia el grupo fundador después de su ingreso por Panamá arribó al Caribe colombiano donde una rama se desplazó hacia la Guajira y la otra hacia el interior (por lo que según el autor poblaciones de las tierras bajas Orinoquía y Amazonía y de los Andes poseen un ancestro común). Posteriormente habrían ascendido por el valle del río Magdalena tomando el curso de los ríos Chicamocha y Sogamoso hacia los llanos orientales dando origen a la rama Chibcha septentrional compuesta por Muisca de Tunja y Sogamoso así como por guanes, laches y chitareros y hacia el sur por el río Bogotá dando origen a la rama

Chibcha meridional integrada por muiscas de Bogotá lo cual según el autor explicaría la diferenciación entre grupos del noreste y sureste en la cordillera oriental así como la homogeneidad Chibcha a nivel interregional y la heterogeneidad a nivel intrarregional. En términos temporales los grupos del periodo Herrera representan una especie de puente morfológico entre los grupos tempranos y los tardíos en la Sabana de Bogotá lo cual también revelaría la continuidad poblacional sugerida desde 12,000 AP hasta la colonia. En un momento no especificado de la rama Chibcha nororiental se desprenderían grupos como los guane cuya microevolución los diferenciaría posteriormente de los grupos de la Sabana de Bogotá. Finalmente desde la cordillera Oriental algunos grupos se expandieron hacia la Cordillera Central y ascendieron por el valle del Cauca lo que explicaría según el autor la similitud entre el valle del Cauca y la cordillera de los Andes a nivel dental y craneofacial. Esto también implicaría que los ancestros de los grupos del sur del país también se desprendieron de la cordillera Oriental. Asimismo una migración tardía Karib habría llegado al valle del río Cauca influenciando principalmente grupos de la cordillera. Los principales agentes evolutivos de este modelo son migración, evolución *in situ* (i.e. selección) aislamiento geográfico y genético.

A pesar que este modelo ha sido propuesto como una de las hipótesis más parsimoniosas para explicar el poblamiento inicial de la región desde la evidencia bioarqueológica (Rodríguez, 2014, Vargas, 2014) existen varios aspectos metodológicos y del manejo de la evidencia que pudieron haber sesgado la interpretación de la diversidad morfológica. Los métodos descriptivos y exploratorios empleados, muy simples en un sentido explicativo y estadístico, no permiten obtener una idea clara de los patrones de diversidad los cuales están sujetos a múltiples interpretaciones. La inferencia de la acción de diferentes mecanismos evolutivos entre ellos flujo génico, deriva génica y selección natural se basa en suposiciones que no pueden ser puestas a prueba y que generalmente no se ven apoyadas por la evidencia. Actualmente existen métodos como índices de fijación y heterogeneidad intraregional/interregional (Relethford y Blangero, 1990), índices de divergencia (Lynch, 1990) y respuesta multivariada a la selección (Lande, 1979) que permiten modelar la acción de mecanismos evolutivos desde la teoría genética poblacional. Ninguno de estos métodos u otros como matrices de correlación, diversidad espacial y de regresión espacial que también son útiles para evidenciar dichos mecanismos fueron empleados por estos autores a pesar de ser populares en antropología biológica desde hace varios años. Estos autores asumen que el primer poblamiento de la región ocurrió durante el Pleniglacial (26,000-14,000 años AP) no obstante análisis recientes del registro arqueológico y de la evidencia radiocarbónica (Delgado et al., 2015ab; Aceituno et al., 2013) muestran que la fecha del primer ingreso de cazadores-recolectores tempranos se ubica entre el los 12,000 y 11,000 años radiocarbónicos AP. Así mismo ningún sitio en América presenta evidencias confiables de ocupaciones previas a los 16,000 por lo que una sugerencia de

ingreso durante el último máximo glacial es por lo menos irrealista y carente de evidencias. Aparte según el autor (Rodríguez, 2001, 2007) las medidas comúnmente empleadas en análisis craneométricos (variables howellianas) son pobres discriminadoras entre muestras y algunas de ellas al estar significativamente correlacionadas entre sí no poseen valor estadístico. También sugiere que la metodología propuesta por investigadores rusos (como Valeri P. Alexeev 1978), en lo referente a las medidas de proyección facial (ángulos), es más apropiada para el estudio de la diferenciación poblacional. Sin embargo Rodríguez (2001, 2007) no tuvo en cuenta por un lado, la amplia aplicación de las variables craneométricas propuestas por Martín, Saller y Howells y su eficiencia en los estudios de diversificación poblacional en diferentes contextos a nivel local, regional y global (Howells, 1973; Lahr, 1996), y por el otro el concepto de integración morfológica² el cual sugiere que de hecho muchos caracteres están asociados en un sentido estadístico si comparten la misma función, substrato genético o incluso la acción de la selección estabilizadora (si hay rasgos que pertenecen al mismo complejo funcional) (Cheverud, 1982). En este sentido la pregunta pertinente no es si hay correlación entre caracteres, sino por qué causa funcional, genética, evolutiva o combinaciones de ellas, se asocian los rasgos. Así mismo la metodología de ángulos y proyección facial tiene un uso restringido en América y al basarse exclusivamente en medidas faciales representa un sesgo metodológico ya que estudios recientes han mostrado que la historia poblacional se ve pobremente reflejada en el esqueleto facial, el cual está sujeto a mayor influencia ambiental que la bóveda y la base del cráneo (Roseman, 2004; Harvati y Weaver, 2006ab; von Cramon-Taubadel, 2009ab). A pesar de la existencia de casi un centenar de individuos ubicados entre los 2500 y 10,000 años ¹⁴C AP, el autor solo incluyó menos de la mitad de individuos disponibles de manera que no toda la variación ha sido analizada. Asimismo, la inclusión de muestras contemporáneas de poblaciones cosmopolitas con variable componente étnico (i.e. mestizos) adiciona error a los análisis ya que los métodos exploratorios usados (ACP y discriminante) al llevar a cabo la transformación lineal necesaria para reducir la dimensionalidad de los datos maximiza las diferencias entre grupos y las afinidades vistas para momentos tempranos están condicionadas por la variación existente en todos los grupos incluyendo los mestizos que no poseen una relación clara con las demás muestras arqueológicas. Esto indica que el patrón de afinidades intergrupales puede estar sesgado. Rodríguez y Vargas (2010), Vargas (2010) y Vargas (2014) sugieren mecanismos causales de la reducción del tamaño dental básicamente el incremento en el consumo de ciertos alimentos debido a transformaciones en la economía de subsistencia a pesar de no proporcionar una explicación clara y coherente sobre cómo se produjo el proceso. Es decir esta suposición

² Otro concepto importante a tener en cuenta es el carácter modular de la variación craneofacial, es decir el cráneo humano está compuesto por módulos los cuales son conjuntos de rasgos que están internamente integrados por interacciones complejas entre ellos pero que son relativamente independientes de otros módulos (Klingenberg, 2008).

necesariamente implica la acción de la selección natural lo cual indica que se comprometió el éxito reproductivo (*fitness*) de la población. Sin embargo no hay ningún estudio experimental y/o poblacional que avale estas inferencias ya que la reducción del tamaño dental es un proceso complejo multifactorial que puede implicar varios mecanismos entre ellos selección (mayoritariamente diversificadora), flujo génico y plasticidad fenotípica. Tampoco existen estudios que relacionen el consumo específico de determinados alimentos (vegetales y pescado según estos autores) con reducción del tamaño dental y mucho menos con comportamientos sociales se sugiere en los estudios mencionados. Por otro lado el manejo de la cronología es discutible ya que el autor y colegas agrupan las muestras de acuerdo al sitio arqueológico, no obstante individuos pertenecientes a un mismo sitio presentan diferente cronología como es el caso de Tequendama (7235 ± 65 hasta *ca.* 2500 años ^{14}C AP); Checua (*ca.* 8200-7500 hasta *ca.* 3500 años ^{14}C AP) y Aguazuque (5025 ± 40 hasta 2725 ± 35 años ^{14}C AP). Esto sugiere que la interpretación de la evolución morfológica hecha por estos autores es totalmente discutible. Algunas de las comparaciones poblacionales llevadas a cabo por el autor (Rodríguez, 1999, 2001, 2007, 2014) pueden estar sesgadas ya que incluyó variables ampliamente afectadas por la deformación craneal artificial (p.e. GOL, BNL, BBH, FRC, PAC, OCC) sin ningún tipo de tratamiento estadístico previo para minimizar sus efectos. Por lo tanto gran parte de las afinidades detectadas entre grupos tardíos reflejan similitud de acuerdo con el tipo de deformación lo cual no revela información útil en un sentido biológico o por lo menos no para establecer relaciones evolutivas entre grupos. En diferentes trabajos J.V. Rodríguez Cuenca y colegas (1999, 2001, Rodríguez y Vargas 2010; Vargas, 2010; Rodríguez, 2014; Vargas, 2014) llevaron a cabo los estudios estadísticos multivariados sobre la diversidad craneofacial y dental utilizando medidas lineales crudas sin emplear ningún tipo de estandarización. Esto indica un sesgo importante ya que las variables crudas deben ajustarse para aislar el efecto tamaño (Darroch y Mosimann, 1980; Jungers *et al.*, 1995), con lo cual las comparaciones poblacionales se basarán en la variación alométrica de la forma. Finalmente, este autor y sus colegas sugieren una importante correspondencia entre sus hallazgos desde análisis morfológicos con estudios de ADN antiguo llevados a cabo en la región que sugieren que los Paleoamericanos presentaban el haplogrupo B del ADNmt y Q3 del cromosoma Y lo cual sería evidencia de una ruta de migración costera!. No obstante hasta la fecha ningún estudio en Colombia que tenga replicaciones en distintos laboratorios, que presente cuales fueron los controles en los protocolos de extracción y además muestre valores reales de degradación, contaminación, etc ha sido llevado a cabo. Así la relación entre la evidencia molecular y morfológica descansa sobre suposiciones más que sobre evidencias debidamente fundamentadas. Estas omisiones de tipo teórico y metodológico sugieren que la historia poblacional así como la estructuración espaciotemporal de la diversidad y los patrones de relaciones evolutivas entre los grupos prehispánicos de Colombia deben ser reevaluados controlando los sesgos mencionados para una

interpretación más confiable del proceso de poblamiento y la posterior diversificación poblacional.

Correal y van der Hammen (1977) y Correal (1979; 1990b) realizaron algunos análisis a nivel descriptivo de la morfología craneofacial en muestras tempranas de la Sabana de Bogotá principalmente. A pesar que son estudios que carecen de representatividad de la muestra, cobertura geográfica amplia y tratamiento estadístico, los autores sugieren una forma de poblamiento mucho más parsimoniosa que la sugerida por otros investigadores. Según sus inferencias una población ancestral culturalmente diversa arribó a Colombia, como es demostrado por el rico registro arqueológico temprano (tecnología evidencia lítica), la cual se dispersó por diferentes regiones. Puntualmente estos autores indican que la historia poblacional de la Sabana de Bogotá es compleja, esto es, hay diferencias notables desde el Pleistoceno final y si bien puede existir una continuidad desde el 12,000 AP la situación cambió hacia el 5000 AP cuando cambios ambientales afectaron la estructura demográfica de los grupos lo que también produjo dispersiones hacia otras regiones. Respecto a la continuidad Correal (1979) y Correal en Neves *et al.* (2007) puntualmente indica que aunque hay ciertos indicios que podrían indicar una transición local de cazadores-recolectores a agricultores parece más probable que ese cambio no ocurrió en la Sabana de Bogotá. Es quizá más probable que el desarrollo que comenzó con cazadores especializados y continuó con cazadores-recolectores generalizados, se interrumpió hace unos 5000 mil años, relacionado con una reducción fuerte de población, continuándose en otras partes del país. Así según el autor “parece que después de un periodo oscuro en el área de la altiplanicie de Bogotá, se introdujo la agricultura como complejo ya desarrollado y posiblemente con inmigraciones humanas de otras áreas” (Correal., 1990b). Los grupos de los periodos Herrera y Muisca presentarían características craneofaciales muy distintas a las exhibidas en el periodo precerámico por lo que una continuidad según estos autores no es factible. Este modelo apunta hacia una historia poblacional más compleja en la región y la acción de diferentes factores evolutivos como flujo génico, deriva y selección actuante sobre la variación craneofacial.

W. Neves y colegas en una serie de estudios (ver Capítulo III) han investigado algunas colecciones óseas de la Sabana de Bogotá para formular hipótesis sobre la fuente de diversidad, número de poblaciones fundadoras y la divergencia ocurrida en el Holoceno tardío. Recientemente, Neves *et al.* (2007) estudiaron la diversidad morfométrica craneofacial en varias muestras tempranas de Colombia cuyos resultados merecen su mención aquí ya que proponen aspectos particulares al poblamiento de la región. Los autores analizaron 52 cráneos procedentes de 7 localidades de la Sabana de Bogotá (Sueva 1, Guavio 1, Checua, Tequendama 1 y 2, Chia 3, Vistahermosa y Aguazuque) cuya cronología fue dividida entre paleocolombianos (11,000-6000 años ^{14}C AP) y colombianos arcaicos (5000-3000 años ^{14}C AP). Como se mencionó

previamente existe un manejo incorrecto de la cronología ya que en Colombia muy pocos restos tempranos poseen fechados directos y ninguno sobrepasa los 10,000 años ^{14}C AP. De hecho la mayoría se encuentran en el rango 8000-3500 ^{14}C AP por lo que la discusión de la evolución morfológica debe enmarcarse en esa estructura temporal. En otras palabras no podemos hablar de la fase de poblamiento inicial sino de momentos posteriores. Los hallazgos más interesantes para la presente discusión son que existen marcadas similitudes entre paleoamericanos de Brasil, Australo-Melanesios, Africanos y Europeos modernos con los paleocolombianos y los colombianos arcaicos. Esto sugiere según los autores que Sudamérica fue poblada por dos grupos biológicos distintos y que la supervivencia de la morfología paleoamericana puede no restringirse a áreas marginales aisladas. Es decir los grupos de la Sabana de Bogotá con cronologías entre 3 y 11 ka son parte de los llamados paleoamericanos cuya morfología generalizada debió originarse por fuera del Nuevo Mundo. También se detectó una supuesta continuidad morfológica de por lo menos 8 mil años desde el 11,000 hasta el 3000 años ^{14}C AP en la Sabana de Bogotá contradiciendo a otros autores que indican que dicha continuidad morfológica se remonta hasta la época colonial (Rodríguez JV, 2001; 2007, 2014; Rodríguez y Vargas, 2010; Vargas, 2014). A pesar que no analizaron muestras tardías proponen que posterior a los 3000/2500 años ^{14}C AP se llevaron a cabo contactos poblacionales intensivos con grupos que poseían una morfología craneal distinta denominada Amerindia. Esta transformación no sería producto de una adaptación a cambios ambientales, en la economía de subsistencia o ambos sino de una dispersión proveniente de ambos lados de la Cordillera Oriental así como de la Cuenca del Amazonas y del Orinoco que reemplazo casi completamente a las poblaciones preexistentes.

Finalmente, otros estudios sobre la variación dental no-métrica en grupos amerindios actuales han generado hipótesis sobre la cantidad de poblaciones fundadoras y sobre los procesos de estructuración espacial. Zagarra *et al* (1995) estudiaron la morfología dental de 11 grupos amerindios actuales de Colombia y sugirieron una importante diferenciación poblacional consistente con más de una población fundadora. Delgado (nd) reanalizó los datos de Zagarra *et al* (1995) e incluyó datos de tres grupos de la cuenca del Amazonas así como datos adicionales de los grupos investigados en el proyecto expedición humana. A través de análisis de biodistancias y correlación de matrices, el autor encontró que la variación dental no-métrica se corresponde con un modelo de aislamiento por distancia geográfica y que se estructura espacialmente, donde los grupos del occidente presentan patrones morfológicos que difieren significativamente de los del oriente (Wang *et al.*, 2007). Adicionalmente los patrones morfológicos y su estructuración sugieren alta diversidad biológica relacionada con eventos poblacionales del Holoceno tardío como dispersión de la agricultura, incremento demográfico (tamaño poblacional y efectivo) y posiblemente el colapso demográfico post conquista.

V. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Teniendo en cuenta los antecedentes presentados en los capítulos 3, 4 y 5, aquí se explicitan los objetivos y las hipótesis a evaluar en el presente estudio. Dado que en los objetivos específicos se abordan aspectos del poblamiento a nivel regional y continental, es operativo dividir las hipótesis siguiendo dicho criterio geográfico. Así, en primer lugar, se presentan un conjunto de enunciados derivados de un modelo simple de poblamiento regional y, en segundo lugar, se formula una hipótesis acerca de la vinculación entre la muestra temprana (*i.e.* Pleistoceno final/Holoceno temprano) procedente del área de estudio y aquellas de igual cronología recuperadas en otras regiones de Sudamérica.

En cada caso, se indican cuáles son las implicancias contrastadoras básicas de los enunciados, los cuales actúan a modo de (aunque en sentido estricto no lo son) hipótesis de nulidad. El rechazo de una, varias o todas de estas hipótesis llevará, en la Discusión General, a plantear alternativas –considerando ideas, hipótesis y modelos formulados por otros autores-, a fin de dar cuenta de los patrones de variación encontrados en la presente investigación.

V.1. Objetivo General

Estudiar los patrones de variación morfológica de muestras de poblaciones prehispánicas del Norte de los Andes, con el fin de realizar inferencias acerca del poblamiento temprano a escala regional y continental.

V.2. Objetivos Específicos

- 1). Estudiar la cantidad, origen y probables causas de la variación fenotípica (*i.e.* rasgos continuos del esqueleto craneofacial y rasgos dentales no-métricos) de muestras diacrónicas del área de estudio a nivel intra e intergrupar.
- 2). Poner a prueba conjunto de hipótesis derivadas de un modelo simple de poblamiento y microevolución del área de estudio.
- 3). Establecer comparaciones con muestras extrarregionales, en una escala continental, con el fin de discutir aspectos del poblamiento inicial de Sudamérica.

V.3. Hipótesis

El modelo más simple de poblamiento regional, utilizando como base para el análisis, esta constituido por tres hipótesis principales, que se mencionan a continuación:

Hipótesis 1: Las poblaciones tempranas (i.e. Pleistoceno final/Holoceno temprano y Holoceno medio) que habitaron el Norte de los Andes derivaron de una única población fundadora, morfológicamente poco diversa, que ingresó al área a fines del Pleistoceno.

Implicancia Contrastadora: Homogeneidad morfológica intramuestral e inexistencia de diferencias significativas entre muestras anteriores al Holoceno tardío de diferente procedencia geográfica (v.g. Sueva, Porce, Tequendama, Aguazuque).

Hipótesis 2: En la dimensión temporal, la variación morfológica es compatible con un modelo de cambio microevolutivo gradual a partir de una única población fundadora.

Implicancia Contrastadora: Ausencia de diferencias significativas, desde el Holoceno temprano hasta momentos históricos, entre muestras adyacentes ordenadas en una secuencia según bloques temporales de duración equivalente (v.g. 3000 años ^{14}C).

Hipótesis 3: En la dimensión espacial, las poblaciones se estructuraron en función únicamente de la distancia existente entre ellas.

Implicancia Contrastadora: Diferenciación entre muestras tardías –las únicas que poseen una distribución geográfica amplia- compatible con un modelo de “Aislamiento por Distancia”.

H4: La variación fenotípica en Sudamérica durante el Holoceno temprano/medio es limitada y representa una única población fundadora.

Implicancia Contrastadora: Baja cantidad de variación a nivel intra e inter grupal en muestras pre-4000/5000 AP procedentes del área de estudio y de otras regiones de Sudamérica.

SEGUNDA PARTE. EL ESTUDIO DE LOS PATRONES DE DIVERSIDAD MORFOLÓGICA EN EL NORTE DE LOS ANDES

CAPITULO VI. MATERIALES: MUESTRAS OSTEOLÓGICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO Y MATERIAL COMPARATIVO EXTRARREGIONAL

El registro bioarqueológico del Pleistoceno tardío/Holoceno temprano de Sudamérica es escaso y está asimétricamente distribuido a nivel espacial. Evidentemente no existen restos óseos atribuibles a la fase inicial de exploración debido al poco chance de supervivencia. Esto se relaciona con factores tafonómicos y de poca o nula visibilidad arqueológica. Por lo tanto la gran mayoría de restos óseos humanos existentes pertenecen a fases posteriores probablemente descendientes de las primeras poblaciones que ingresaron. Esta situación es mucho menos dramática que en Norte América donde existen muy pocos restos atribuibles a ese marco temporal. Así en términos muy generales la cantidad de restos óseos con contextos cronológicos confiables (i.e. con fechados directos) son pocos, lo cual nos lleva preguntarnos si es estadísticamente e interpretativamente confiable hacer inferencias sobre un proceso tan complejo como el poblamiento inicial de América empleando poca evidencia. Igualmente tampoco estamos seguros si la distribución de la diversidad en esos restos es representativa de la diversidad existente durante el Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano (Schillaci y Schillaci, 2009). Con estas ideas en mente es necesario evaluar el alcances del registro bioarqueológico de manera más crítica sobre todo en un contexto continental.

En este capítulo se describen detalladamente las muestras empleadas en la presente investigación y se proporciona información relevante como la pertinencia espaciotemporal de las mismas así como su estado de preservación y la cantidad de datos perdidos. Énfasis especial se puso en la descripción del contexto arqueológico de las muestras y sobre todo en la delimitación de su consistencia cronológica ya que toda discusión sobre el poblamiento inicial de una región y la subsiguiente evolución poblacional, independiente de la evidencia abordada, debe tener una base cronológica robusta. Este procedimiento permite superar inconsistencias vistas en trabajos previos que han empleado parte de las colecciones aquí estudiadas las cuales sugieren por un lado cronologías que exceden el rango temporal de los enterramientos (v.g. Neves *et al.*, 2007) y por el otro hacen agrupaciones ambiguas que no permiten discriminar a nivel temporal las muestras (Rodríguez, 1989, 1999, 2001, 2007, 2014; Rodríguez y Vargas, 2010, Vargas, 2010, 2014). El fin último de la descripción de los diferentes factores que afectan la información aquí obtenida y analizada (y su interpretación) es evidenciar hasta qué punto las muestras estudiadas, así como su distribución espaciotemporal son útiles para discutir determinados procesos.

VI.1. La Muestra: Aspectos Generales y Limitaciones

Las colecciones osteológicas estudiadas se dividen en grupos geográficos que corresponden al enfoque espacial abordado, esto es el estudio del poblamiento humano inicial del Norte de los Andes y del resto del subcontinente. Las mismas poseen una distribución totalmente asimétrica en términos temporales y espaciales y su inclusión se vio afectada por su disponibilidad, accesibilidad, estado de conservación, pertinencia geográfica y temporal, etc. Las colecciones abajo descritas fueron evaluadas y analizadas en diferentes instituciones de Colombia. Solamente se incluyeron colecciones con información respecto a ubicación geográfica, rango cronológico, afinidad cultural y/o arqueológica clara. Los criterios básicos de inclusión de un esqueleto fueron que fuese adulto¹, que presentara elementos del cráneo y/o dentición, que su estado de preservación así como determinados tipos de patologías no afectaran de manera determinante el registro de las diferentes variables investigadas y que fueran distinguibles a nivel individual. Obviamente no todas las variables pudieron ser registradas en todos los individuos, de hecho teniendo en cuenta la preservación diferencial se incluyeron distintos tipos de variables para explotar al máximo la información fenotípica relevada. En la tabla 6.1 se resume la información sobre las muestras analizadas del Norte de los Andes, su procedencia, economía, filiación cultural, lingüística y/o arqueológica, grupo cronológico, número de individuos que la integran e institución a la cual pertenece. En las figuras 6.2 y 6.3 se presenta la distribución geográfica y cronológica de la muestra investigadas correspondientes al Norte de los Andes. La composición (número de individuos) de cada muestra fue variable y dependió de muchos factores uno de los más determinantes la conservación debido a que la preservación diferencial y otros sesgos permitieron que las muestras del Holoceno tardío estuviesen mucho mejor representadas que las pertenecientes al Holoceno temprano (Surovell y Brantingham, 2007). Así mismo, en algunos casos para buscar representatividad estadística algunos individuos dispersos en un sentido espacial y/o temporal fueron agrupados bajo “muestras” teniendo en cuenta algún criterio de inclusión (geografía, tiempo, etc). Algunas muestras, sobre todo en comparaciones interregionales, fueron re-rotuladas en un sentido geográfico (v.g. Valle del Cauca) y/o cronológico (v.g. Holoceno tardío final). Un criterio similar al seguido por González-José (2003) fue empleado para agrupar individuos en muestras denominado *agrupación por el vecino más cercano* el cual hace referencia a la agrupación de individuos tomando en cuenta la menor distancia geográfica y/o temporal posible.

En este contexto es importante mencionar algunos sesgos relacionados con la cobertura geográfica y cronológica de las muestras incluidas en la presente disertación. Si bien se intentó

¹ En algunos casos algunos individuos subadultos fueron analizados para registrar variables dentales debido a que la dentición permanente erupciona temprano en la niñez.

hacer una cobertura espacial y temporal de la región de estudio lo más completa posible muchas subregiones no presentan muestras o bien son de reducido tamaño mientras que otras presentaron un alto número de individuos. Así la región Andina está bastante bien representada mientras que otras como la Orinoquía, la Amazonía y la región Pacífica no presentan ningún individuo (ver capítulo II para las ecorregiones del Noroccidente de Sudamérica). A nivel interregional sucede lo mismo por ejemplo en la Sabana de Bogotá y el Valle del Cauca hay colecciones que superan los 100 individuos mientras que en otras como la región Caribe no hay más de 25 individuos. Igualmente las muestras investigadas atribuibles al Holoceno temprano y medio pertenecen a una sola región (i.e. la Sabana de Bogotá) a excepción del sitio Porce II pero cuenta con muy pocos individuos (n=5) y la información se limita a la morfología dental. Aparte de los vacíos a nivel geográfico y temporal mencionados existen otras limitaciones que también influyen la calidad y cantidad de los datos por ejemplo aspectos puramente logísticos como el acceso restringido a ciertas colecciones o bien la naturaleza del registro arqueológico y de los entierros humanos al igual que la preservación incompleta de los restos óseos humanos. Este último aspecto ha llamado mucho la atención en arqueología y vale la pena mencionarlo dado que es relevante para cualquier investigación bioarqueológica que incluya el estudio de restos óseos humanos. Siguiendo a Uberbach (2007) uno puede visualizar el proceso desde el entierro de un cuerpo hasta su excavación arqueológica como una serie de filtros o fuentes potenciales de error (Figura, 6.3). El primer filtro lo constituyen la naturaleza del entierro que determina la supervivencia de los restos óseos hasta la excavación arqueológica; los grupos que creman a sus muertos o los dejan completamente expuestos a las condiciones ambientales rara vez están representados en muestras óseas de tamaño significativo. Igualmente grupos que inhuman a sus muertos en osarios, permitiendo la mezcla de diferentes individuos, pueden sesgar bastante las investigaciones. Un segundo filtro lo componen la naturaleza y ubicación de los cuerpos en el espacio. Cuerpos enterrados en tumbas superficiales, en ambientes ácidos y áreas geográficas predispuestas a inundaciones, en áreas sometidas a fluctuaciones extremas de temperatura, y que experimentan una amplia cantidad de factores físicos extrínsecos generalmente estarán sujetos a mayor daño y descomposición de los elementos esqueléticos. Esto sugiere que cada región necesita de un modelo tafonómico y de supervivencia de los restos óseos adecuado a sus condiciones ambientales, geológicas, etc (Barrientos *et al.*, 2007). El entierro de un cuerpo o esqueleto más de una vez, la intrusión de una tumba (con otros entierros, actividades humanas de construcción, madrigueras de animales y/o presencia de raíces) y la alteración de los restos peri y post inhumación producirán la preservación azarosa de ciertas partes sobre otras. Por último el proceso de excavación y curación produce un último filtro tales como técnicas de excavación inadecuadas, excavación incompleta o selectiva, daño por lavado o secado, transporte y manipulación inapropiada, daño en el proceso de limpieza y consolidación y almacenamiento inadecuado influenciarán la

disponibilidad para el estudio de ciertas muestras o elementos óseos. Otro aspecto relacionado son las propiedades intrínsecas de los huesos como su masa y densidad mineral que permitirán bajo determinadas condiciones que ciertos elementos sobrevivan más que otros. Juntos estos factores imprimen cierta dificultad al estudio de los restos óseos e indican la influencia de aspectos totalmente relevantes al presente estudio como son la frecuencia de datos perdidos como se discutirá en detalle más adelante. Otras cuestiones también interesantes son el estudio de muestras óseas como representantes no-sesgadas de una población biológica (fija en un momento en el tiempo) y las inferencias sobre determinados procesos como el poblamiento inicial, la generación de la diversidad y la evolución morfológica que se hacen a partir de individuos dispersos en el tiempo y el espacio (ver más adelante). Si bien estos sesgos afectan diferencialmente los análisis y las interpretaciones hechas sobre los procesos poblacionales y evolutivos los mismos no poseen una resolución inmediata pero deben ser evidenciados con el fin de conocer las limitaciones del estudio aquí desarrollado. Aún así en el presente caso las muestras de la región de estudio (> 600 individuos) son representativas de la misma y aquellas atribuibles al Holoceno temprano y medio son lo suficientemente numerosas (más de 120 individuos) para poner a prueba ciertas hipótesis sin perder robusticidad estadística debido al tamaño muestral. De hecho la Sabana de Bogotá es una de las pocas regiones de América en donde un número considerable de restos óseos humanos con cronologías pre-5000 AP han sido recuperados.

Tabla 6.1. Muestras analizadas pertenecientes al Norte de los Andes por región, economía, grupo lingüístico, cronología y número de individuos.

Sitio/nombre del grupo	Muestra	Economía	Grupo Lingüístico	Cronología en ¹⁴ C años AP	Número de individuos por sitio	Institución
			<i>Sabana de Bogotá</i>			
Holoceno tardío final (HTF) (PORT, BOG)	Portalegre	AG	Muisca (Chibcha)	1115-920	81	MN
(MAR)	Bogotá	AG	Muisca (Chibcha)	1180-700	25	MN
(SOA)	Marín	AG	Muisca (Chibcha)	700-600	39	MN
	Soacha	AG	Muisca (Chibcha)	1100-350	31	NM
Holoceno tardío final Herrera (HER)	Herrera	AG	?	2350-1100	11	LAF
Holoceno tardío inicial (HTI)	Aguazuque, Checua, Madrid, Mosquera, Tequendama, Zipacón	CRI	?	ca. 3500-2500	26	ICN, MN, LAF
Holoceno medio (HM)	Aguazuque, Chía III	CR	?	ca. 5000-3800	44	ICN, MN, LAF

Holoceno temprano medio (HTM)	Checua, Tequendama, Guavio, Sueva, Galindo, Potreroalto	CR	?	ca. 10100-6000	28	ICN, MN, LAF
Porce	Valle Del rio Porce	CR		5900-7000	5	LAUdeA
Costa Atlántica (CA)	Cueva Trementina; Perijá, Sabana larga, Simtí; Guajira; Gamarra; Manaure, Turbaná	AG	Karib	ca 2400-350	24	MN, LAF
Guane (GUAN)	Cueva del Santuario; Los Santos; Santander, Norte de Santander	AG	Chibcha	ca 1325-390	34	MN, LAF
Chitarero (CHIT)		AG	Chibcha	ca 2750-350	22	MN, LAF
Panche (PAN)	Agua de Dios; Tibacuy; Jaricó	AG	Karib	ca 1300-350	9	MN, LAF
Lache (LAC)		AG	Chibcha	ca 1750-1480	24	MN, LAF
Valle del Cauca (COR, CER)	Coronado	AG	Suroccidente	ca.2150-1750	10	MN, LAF
	El Cerrito	AG	Suroccidente	ca. 2300-1500	10	MN, LAF
(EDC)	Estadio Deportivo Cali	AG	Suroccidente	ca. 2300	25	MN, LAF
(GUAC)	Guacarí	AG	Suroccidente	ca.1220-790	19	MN, LAF
(MAL)	Malagana	AG	Suroccidente	ca.2130-1880	8	MN, LAF
(STB)	Santabárbara	AG	Suroccidente	ca. 2350	18	MN, LAF
Nariño (NAR)	Ancuyá; Bomboná; Tajumbina; La Paloma; Marídz	AG	Quillacinga/ Pasto	ca.1000-350	16	MN, LAF
Total					609	

MN: Museo Nacional de Colombia; LAF: Laboratorio de Antropología Física, Departamento de Antropología, Universidad Nacional de Colombia; ICN: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

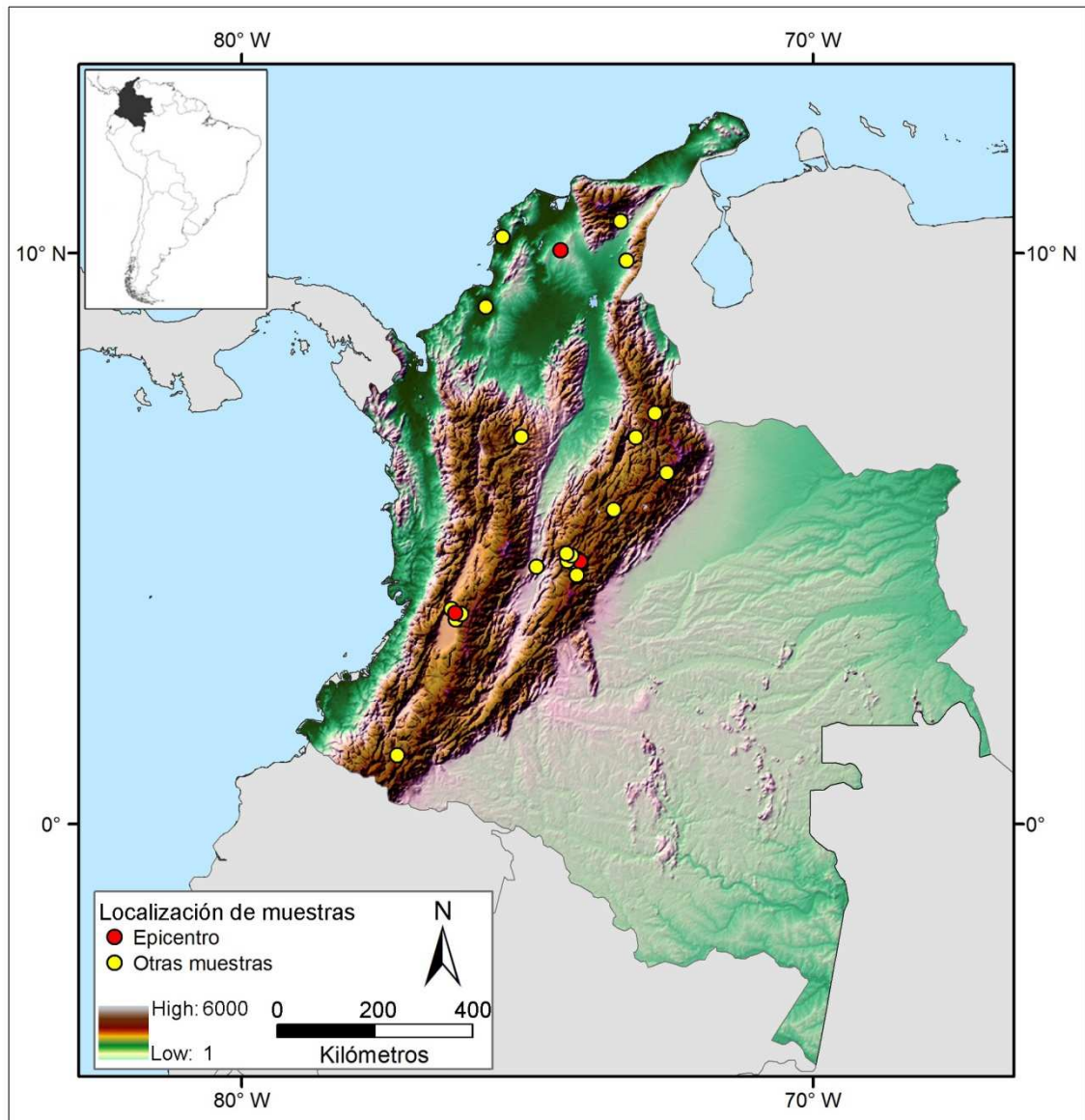


Figura 6.1. Mapa de la distribución geográfica de las muestras analizadas correspondientes al Norte de los Andes. Los puntos rojos representan al “epicentro” de la distribución cuando se requirió agrupaciones en un sentido geográfico.

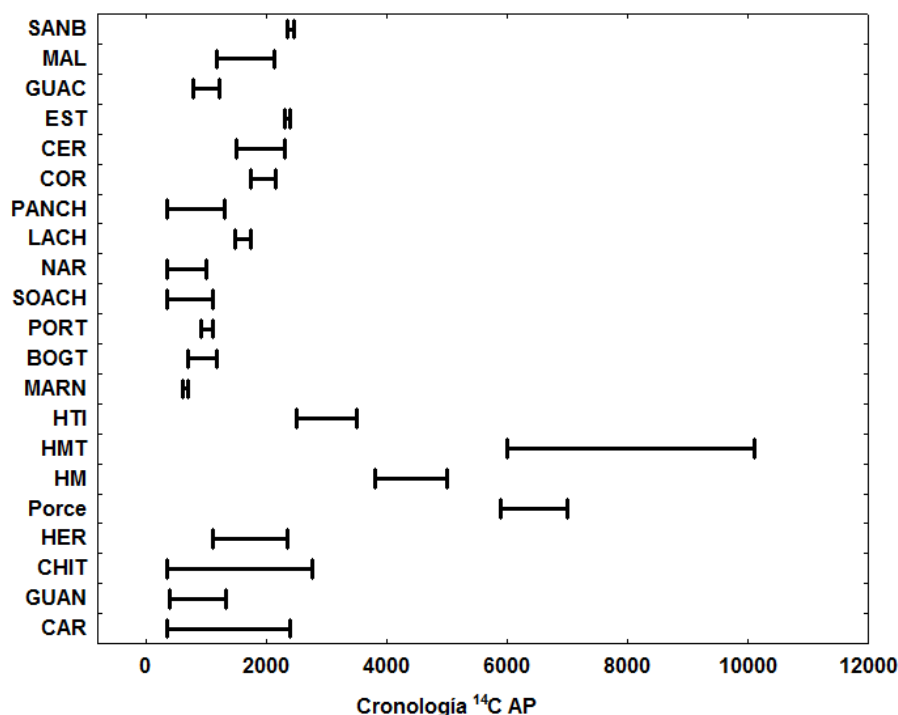


Figura 6.2. Histograma de la distribución cronológica (en años ^{14}C AP) de las muestras analizadas en la presente tesis correspondientes al norte de los Andes. Las barras horizontales denotan el rango (fechado ^{14}C mínimo y máximo) de la cronología radiocarbónica de cada muestra. Los códigos de las muestras como en la tabla 6.1.

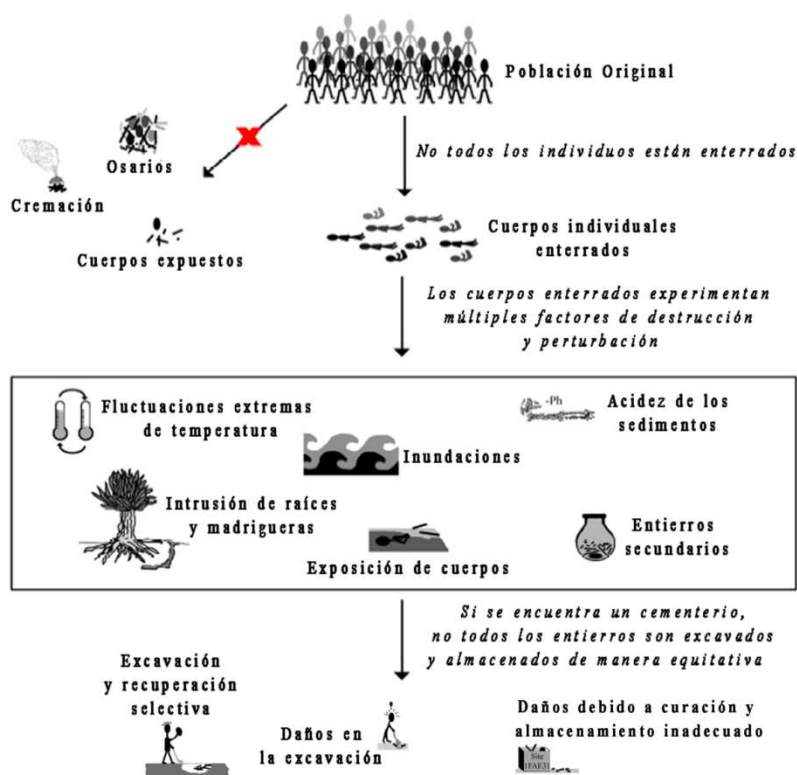


Figura 6.3. Transformaciones sufridas por los restos óseos desde su inhumación hasta hallazgo en contextos arqueológicos según Auerbach (2007).

La clasificación cronológica de la muestra (Figura, 6.2) por bloques en años radiocarbónicos (frontera Holoceno temprano/medio; Holoceno medio; Holoceno tardío inicial y final) permitió describir mejor la variación morfológica en un sentido temporal dado que muchos sitios son multicomponente y por lo tanto presentaron diferentes momentos ocupacionales. Los bloques fueron establecidos teniendo en cuenta individuos cuyo contexto arqueológico y fechados radiocarbónicos directos o por asociación permitieran ubicarlos con un grado relativo de certeza en un rango determinado, lo que implica por su puesto la agrupación de individuos procedentes de diferentes sitios. Algo importante de mencionar en el presente contexto es la cantidad mínima de fechados provenientes directamente de hueso (AMS o convencional) en muestras óseas arqueológicas de Colombia (a excepción de algunos individuos de Tequendama, Protreroalto y Aguazuque y unos pocos de sitios tardíos), por lo que la ubicación cronológica de un individuo se llevó a cabo mayoritariamente por asociación respecto a un fechado y/o estrato cuando fue posible, lo cual sugiere que la asociación fecha-evento es débil. Esto implica un problema adicional ya que la asignación de un individuo a cualquier bloque temporal dependió de la claridad en la definición de estratos ocupacionales y su datación realizada por otros autores. Aún así dicha división sobre una base paleoambiental y arqueológica representa a mi criterio una mejor diferenciación temporal que periodos culturales rígidos comúnmente seguidos en la región (v.g. precerámico, formativo, etc) en el estudio de restos óseos humanos (Rodríguez, 1983, 1999, 2001, 2007, 2014; Rodríguez y Vargas, 2010; Vargas, 2010; Rodríguez Flores y Colantonio, 2013).

VI.1.1 Composición de las Muestras del Norte de los Andes

Para la región del Norte de los Andes se investigaron un total de 609 individuos pertenecientes a diferentes sitios arqueológicos, distribuidos en un rango limitado de ecorregiones, y correspondientes a distintos periodos desde el Pleistoceno final hasta la conquista Europea. Los mismos presentaron alta variación en el estado de conservación desde totalmente intactos, pasando por restos momificados hasta altamente fragmentados.

VI.1.1.1 Frontera Holoceno temprano/medio (ca. 10,100-6000 años ¹⁴C AP)

Un total de 32 individuos adultos de ambos sexos (15 masculinos, 13 femeninos y 5 indeterminados) pertenecientes a siete sitios arqueológicos tempranos de la Sabana de Bogotá y del Cauca Medio entre ellos Tequendama I-II, Checua I-II, Sueva-I, Guavio-I, Galindo, Potreroalto y Yacimiento 021 componen este bloque. Del sitio Tequendama (I y II) se incluyeron 14 individuos (9 masculinos y 5 femeninos) los cuales cubren un rango temporal de aproximadamente 2000 años entre el 8500 y 6000 años ¹⁴C AP (Correal y van der Hammen, 1977). Si bien en un estudio previo Neves y colegas (2007) sugirieron que los entierros de Tequendama analizados por ellos se ubican cronológicamente hacia el noveno milenio (9740 ±

140 AP GrN-7115) en realidad ningún entierro a excepción del No 14 (*ca.* 9000-8000 años ^{14}C AP) posee una cronología tan temprana. Para el entierro 14 no obstante solo se recuperaron algunos restos fragmentados y calcinados por lo que su utilidad en estudios morfométricos es limitada. La mayoría de entierros incluidos aquí están ubicados en los estratos 7ab y 8a cuyo rango temporal va desde 9500 a 6000 años ^{14}C AP lo, no obstante a excepción de entierro 14 un rango más acotado entre los 8500 y 6000 años ^{14}C AP caracteriza mejor la amplitud temporal. Los esqueletos de las tumbas 7, 12 y 13 fueron datados directamente arrojando las siguientes fechas 5805 ± 50 (GrN-7476), 7235 ± 60 (GrN-7477) y 6020 ± 45 BP (GrN-7478) años ^{14}C AP respectivamente. Dado que dichos fechados son convencionales y provienen de hueso, en este caso de humano, los mismos deben ser corregidos por fraccionamiento isotópico normalizando a -25‰ PDB o VPDB. El método propuesto por Paula Reimer (CALIB 7.0 v.7 Stuiver y Reimer, 2013) basado en los cálculos de Stuiver y Polach (1977) fue empleado. Igualmente hay que aclarar que la corrección depende del tipo la medición original hecha sobre la razón $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ (todas las fechas radiométricas y algunas AMS) o sobre la razón $^{14}\text{C}/^{13}\text{C}$ (algunas AMS). En el presente caso las mediciones fueron radiométricas por lo que la razón $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ y los siguientes valores $-20,5\text{‰}$ (entierro 13), $-20,6\text{‰}$ (entierro 12) y $-19,8\text{‰}$ (entierro 7) fueron empleados, los últimos provienen de análisis de isótopos estables para inferir dieta (Cárdenas, 2002; Delgado, 2013). La corrección arrojó las siguientes fechas 7269 ± 65 años ^{14}C AP (entierro 12), 6056 ± 51 años ^{14}C AP (entierro 13) y 5848 ± 56 años ^{14}C AP (entierro 7). Igualmente es necesario aclarar que algunos entierros poseen fechas con un rango muy amplio los cuales podrían ser de hecho ubicados en otros bloques temporales (entierros TEQ-II-5C, T1-3, 6, 9, 10, TEQ-11-5A y 18 *ca.* 6000-2500 años ^{14}C AP). Sin embargo según los autores estos individuos podrían pertenecer a momentos cercanos al sexto milenio AP (Correal y van der Hammen, 1977). En general puede decirse que la estructura cronológica de los entierros humanos de Tequendama es ambigua y confusa dada su poca resolución. Aparte del entierro supuestamente más antiguo (No. 14) y de los que fueron fechados directamente (tumbas 7, 12 y 13) existen dificultades para ubicar cronológicamente los demás entierros en este bloque temporal con un alto grado de confianza. Del sitio Checua (I y II) se incluyeron 9 individuos (4 masculinos, 9 femeninos) los cuales cubren un periodo de *ca.* 2000 años ^{14}C AP entre el 8200 y 6000 años ^{14}C AP aunque se cree que la primera ocupación ocurrió hacia el 9000 AP (Groot, 1992). Al igual que en Tequendama en Checua se encontró un individuo (entierro 13) en un estrato datado hacia el 8200 ± 110 (no se reportó el código) que se desprende cronológicamente del resto cuyo estado de conservación no permitió su estudio. El resto de los individuos ubicados en este bloque pertenecientes al estrato 5a y 5b pueden ser ubicados cronológicamente entre los 7800 ± 160 (Beta-53924) y 6000 años ^{14}C AP. A pesar que la autora no obtuvo fechados directamente de hueso humano o de materiales asociados al estrato 5 una relación estratigráfica con el estrato 5 del sitio Nemocón 4 (Correal, 1979) datado en 7510 ± 110 (GrN-8281) y 6825 ± 40 (GrN-8456)

años ^{14}C AP permitió establecer un rango temporal para los entierros de este sitio. El mismo también posee entierros ubicados en los estratos 7 (un subadulto) y 8a (un adulto y tres infantes) los cuales tampoco poseen fechados pero fueron atribuidos al Holoceno medio (ca. 5050-4000 años ^{14}C AP) para el estrato 7 y al Holoceno tardío inicial (ca. 3200-2700 años ^{14}C AP) para el estrato 8a por correlación estratigráfica con Aguazuque, Tequendama (2500 años ^{14}C AP) y Mosquera (3135 ± 35 años ^{14}C AP B-MSQ 1408). Respecto al abrigo rocoso Sueva-I se incluyó el único individuo recuperado en la excavación cuyo estado de conservación permitió incluir algunas de las variables aquí estudiadas. El individuo se encontró en el estrato 3 en asociación con una amplia cantidad de restos culturales incluyendo restos de carbón vegetal provenientes de un fogón que fueron fechados en $10,090 \pm 90$ años ^{14}C AP (GrN-8111). Se cree que la ocupación inicial del sitio se puede atribuir al onceavo y doceavo milenio AP (Correal, 1979). A pesar de su estado de conservación (alta fragmentación) su inclusión aquí radica precisamente en su antigüedad y aunque no existan fechados directos su posición estratigráfica permite ubicarlo con alta certeza según el autor hacia los 10,000 años ^{14}C AP. Aparte en el abrigo rocoso Guavio-I Correal (1979) excavó al menos 8 entierros humanos (cinco pertenecientes a individuos adultos y tres a subadultos), no obstante debido a su estado de conservación precario solo los restos pertenecientes a una mujer adulta pudieron ser incluidos en el presente trabajo. De acuerdo con el contexto arqueológico del sitio dicho individuo (entierro 8) se halló en el estrato 3 fechado en 9360 ± 45 años ^{14}C AP (GrN-8448). En otro sitio ubicado al aire libre denominado Galindo-I Pinto (2003) excavó los restos de una ocupación temprana datada hacia la frontera Holoceno temprano/medio (ca. 8000-7500 años ^{14}C AP). Se hallaron cuatro niveles de ocupación con abundantes materiales culturales y en el No. II se halló un entierro correspondiente a un individuo adulto de sexo masculino. Dicho nivel se fechó a partir de restos de carbón vegetal en 7730 ± 60 años ^{14}C AP (GrN-16345) y según la autora el entierro se puede asociar de manera confiable a dicho fechado. Otros dos individuos del sitio al aire libre llamado Potreroalto fueron incluidos en la presente disertación (Orrantía, 1997). En Potreroalto se hallaron múltiples evidencias culturales así como restos de fauna además de los dos entierros que corresponden a un individuo adulto masculino y uno femenino joven. El estado de conservación varió entre ambos individuos donde el femenino presentó pérdida de varios elementos óseos lo que no permitió una óptima caracterización morfométrica. Ambos individuos fueron fechados por la técnica de AMS en 5910 ± 70 años ^{14}C AP (Beta-104490) el individuo masculino y en 6830 ± 110 años ^{14}C AP (Beta-104491) el femenino (Orrantía, 1997: 184). Finalmente, cinco individuos del Yacimiento 021 del sitio Porce II fueron incluidos (Castillo y Aceituno, 2006). Debido a las características tafonómicas del sitio (alta acidez del suelo por estar ubicado en un bosque premontano) y a determinadas prácticas funerarias que incluyeron cremación muy pocos restos a excepción de piezas dentales y elementos de la mandíbula y del maxilar pudieron ser recuperados. En el yacimiento 021 se exhumaron un total

de 41 individuos muchos de ellos representados por pocos elementos óseos cuyo rango temporal está entre los 8000 y 5000 años ^{14}C AP. Desafortunadamente en el momento de revisión de los materiales muy pocos individuos estaban disponibles por lo que solo se incluyeron cinco (021-1463, E 14, E17, E 22 y E 27) que debido a su carácter fragmentario no poseen datos respecto al sexo aunque la edad pudo ser determinada. Dichos individuos están asociados a determinados estratos los cuales poseen fechados radiocarbónicos obtenidos de muestras de carbón vegetal. Los individuos 021-1463, E14 y E22 están asociados al corte 2 B/4, nivel 21 fechado en 7040 ± 60 (Beta-118092). El individuo E27 está asociado al corte 4 niveles 17-18 datado en 6280 ± 120 años ^{14}C AP (Beta-118094). Por último el individuo E17 asociado al corte 2 C/3 nivel 16 está fechado en 5880 ± 80 años ^{14}C AP (Beta-99864). Otros individuos del sitio Porce II provenientes de contextos tardíos también fueron incluidos como se describe más abajo.

VI.1.1.2 Holoceno medio (ca. 5000-3800 años ^{14}C AP)

El bloque temporal correspondiente al Holoceno medio incluye un total de 44 individuos adultos (17 masculinos, 22 femeninos y 3 indeterminados) provenientes de dos sitios Aguazuque (N=42) y Chía (N=2) III ubicados en la Sabana de Bogotá. Aguazuque es un sitio ubicado al aire libre el cual representa uno de los mejores sitios documentados en el Norte de los Andes correspondientes al Holoceno medio (Correal, 1990b). Se identificaron cinco estratos culturales cuyo rango temporal abarca 2300 años desde el 5050 al 2725 años ^{14}C AP. Siete individuos fueron recuperados del estrato 3 asociado al fechado 5025 ± 40 años ^{14}C AP (GrN-14477); 23 fueron hallados en el estrato 4.1 el cual fue datado en 4030 ± 35 años ^{14}C AP (GrN-12930) y 12 individuos fueron excavados del estrato 4.2 asociado a una fecha de 3850 ± 35 años ^{14}C AP (GrN-14478). Dado que estos fechados fueron obtenidos a partir de hueso humano también deben corregirse por fraccionamiento isotópico. La corrección siguiendo una razón $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ y un valor de $-19,7\%$ proveniente del promedio de 16 muestras humanas de $\delta^{13}\text{C}$ del mismo sitio (Correal, 1990b; Cárdenas, 2002; Delgado, 2013) arrojó las siguientes fechas 5069 ± 47 años ^{14}C AP (5025 ± 40); 4074 ± 41 años ^{14}C AP (4030 ± 35) y 3894 ± 42 años ^{14}C AP (3850 ± 35). Las prácticas mortuorias comprenden entierros primarios individuales, dobles y colectivos y varias clases de entierros secundarios de tipo ritual. Por último se incluyeron dos individuos femeninos (entierros 2 y 5) en buen estado de conservación provenientes del sitio ubicado en un abrigo rocoso llamado Chía III (Ardila, 1984). A pesar que otros cinco individuos (4 adultos y un infante) fueron recuperados los mismos no fueron estudiados debido a su mal estado de conservación. De acuerdo con el autor todos los individuos son contemporáneos tal y como lo muestra la consistencia estratigráfica. Un fechado obtenido directamente del hueso del entierro 5 permite ubicar cronológicamente a este individuo hacia el 5040 ± 100 años ^{14}C AP (GrN-12122). Al igual que en Tequendama y Aguazuque este fechado convencional debe ser corregido. Los mismos valores empleados en Aguazuque respecto a la razón y el valor de $\delta^{13}\text{C}$

fueron usados aunque vale la pena mencionar que tanto la morfología craneofacial como la presencia de caries sugieren que los individuos de Chía III no poseen afinidades con el resto de cazadores-recolectores del Holoceno medio de la región (Delgado 2012a). Con estas restricciones la corrección arrojó una fecha de 5084 ± 103 años ^{14}C AP.

VI.1.1.3 Holoceno tardío inicial (ca. 3500-2500 años ^{14}C AP)

Debido a que trabajos previos mostraron que durante los últimos 4000 años ^{14}C AP hubo cambios importantes a nivel tecnológico y económico en la región (Correal y van der Hammen, 1977; Correal, 1990b; Cárdenas, 2002; Delgado, 2012abc) se consideró importante dividir el Holoceno tardío en dos bloques temporales para poner a prueba dicha transición desde la evidencia morfológica. Al igual que en los otros bloques temporales la región de la Sabana de Bogotá cuenta con un buen número de restos óseos correspondientes a este rango cronológico. Si bien es interesante contar con evidencias procedentes de otras regiones para poner a prueba distintas hipótesis sobre los cambios mencionados, la evidencia esquelética procedente de la Sabana de Bogotá permite visualizar cambios en los patrones morfológicos a lo largo del Holoceno. La muestra correspondiente a este bloque está compuesta por 26 individuos (17 masculinos, 6 femeninos y 3 indeterminados) procedentes de diferentes sitios entre ellos Mosquera (N=11, 7 masculinos y 4 femeninos), Checua I-II (N=3, masculinos), Aguazuque (N=9, 5 masculinos, 1 femenino y 3 indeterminados), Tequendama I-II (N=3, 2 masculinos, 1 femenino). En el sitio Mosquera (Hacienda Vista Hermosa, Bogotá) solo dos estratos culturales (1 y 2) fueron identificados. El segundo presentó menos materiales culturales que el primero en el cual se hallaron abundantes restos de fauna, artefactos y cinco entierros humanos (Correal, 1987). Las fechas obtenidas a partir de carbón vegetal asociadas a los entierros son 3135 ± 35 (GrN-12928) y 3410 ± 35 (GrN-12929) para los estratos 1 y 2 respectivamente. Respecto a los individuos de Checua, Tequendama y Aguazuque ubicados en este bloque fueron hallados en estratos correspondientes a sus últimas zonas de ocupación. Para Checua los individuos no poseen fechas absolutas pero el estrato 8 donde fueron recuperados puede correlacionarse estratigráficamente con la cuarta zona de ocupación de Aguazuque (ca. 3000-2800 años ^{14}C AP) y el estrato uno de Mosquera (ca. 3100 años ^{14}C AP) por lo que una fecha de 3000 años ^{14}C AP podría atribuirse a estos individuos. En cuanto a Tequendama como se mencionó previamente existen individuos tardíos que no pueden ser agrupados con los pertenecientes al Holoceno temprano y medio. Sobre una base estratigráfica una fecha tentativa de 3500-2500 años ^{14}C AP podría ser atribuida ya que el fechado más tardío de Tequendama 2225 ± 35 años ^{14}C AP (GrN-6536) no parece corresponderse bien con este momento de ocupación o alternatively representaría su límite inferior. Finalmente los individuos de Aguazuque fueron hallados en la unidad estratigráfica 5.2 la cual fue fechada directamente en 2725 ± 35 años ^{14}C AP (GrN-14479) (corregida por fraccionamiento en 2769 ± 45 años ^{14}C AP).

VI.1.1.4 Holoceno tardío final (ca. 2400-300 años ^{14}C AP)

A partir de este momento la frecuencia de restos óseos humanos se incrementa considerablemente en toda la región lo cual está relacionado probablemente con el incremento demográfico así como al menor efecto de sesgos tafonómicos (y también de visibilidad e intensidad de la investigación arqueológica) que operan a diferentes escalas espaciales los cuales permiten que materiales menos antiguos sobrevivan y estén mejor representados (Surovell y Brantingham, 2007). En la Sabana de Bogotá el registro bioarqueológico para el periodo final del Holoceno también es abundante. Sobre la base de tipologías cerámicas la historia humana correspondiente al Holoceno tardío de esta región ha sido dividida en tres grupos cronológicos denominados Herrera (ca. 2350-1100 años ^{14}C AP), Muisca temprano (ca. 1100-800 años ^{14}C AP) y Muisca tardío (ca. 800-350 años ^{14}C AP) (Broadbent 1971; Langebaek, 2000). Muy pocos estudios han incluido restos óseos atribuibles al periodo Herrera debido a diferentes factores entre ellos la supuesta carencia de contextos arqueológicos Herrera y a una confusión arqueológica local sobre la clara diferenciación entre el periodo Muisca temprano y Herrera (José Vicente Rodríguez Cuenca comunicación personal, 2009). Dicho periodo es interesante de estudiar ya que existe un vacío arqueológico y no se comprende bien el proceso de transición Herrera/Muisca donde los últimos reemplazarían a los primeros hacia el 2500 AP al arribar de tierras bajas orientales y/o del norte de Colombia (Lleras, 1995; Langebaek, 2000). En la presente disertación se incluyeron 18 individuos (10 masculinos, 2 femeninos y 6 indeterminados) correspondientes al periodo Herrera pertenecientes a tres diferentes contextos arqueológicos Madrid, Bojacá y Duitama. En los dos últimos sitios se hallaron cinco entierros humanos (4 masculinos y 1 femenino) pero no se cuenta con información cronológica más allá de su asociación con cerámica Herrera (Rodríguez Cuenca, 2001, 2007). Por otro lado en el sitio Madrid (Municipio de Madrid, Cundinamarca) caracterizado como un montículo funerario y un conjunto ritual se recuperaron 13 individuos (6 masculinos, 1 femenino y 6 indeterminados) en variable estado de conservación (Rodríguez y Cifuentes, 2005). La presencia de cerámica Herrera así como un fechado AMS obtenido del individuo 11 (masculino adulto joven) de 2100 ± 50 (Beta-204120) ubican certeramente este sitio en el periodo Herrera.

Para el periodo Muisca tanto temprano como tardío se incluyeron varias muestras procedentes de la Sabana de Bogotá y Boyacá en la Cordillera Oriental. Es importante aclarar que sobre una base etnohistórica los grupos muiscas han sido agrupados en el tronco lingüístico Chibcha (Rodríguez Cuenca, 2001). Respecto al sitio Muisca Marín (Valle de Samacá, Boyacá) se incluyeron 40 individuos (24 masculinos, 15 femeninos y un indeterminado) en muy buen estado de conservación. Este sitio Muisca es muy interesante ya que análisis detallados de las prácticas mortuorias así como de deformación craneal artificial sugieren diferenciación social

marcada lo cual es poco frecuente entre grupos muiscas (Boada, 1987, 1995). El sitio también es rico en materiales culturales incluyendo cerámica, terrazas de cultivo, entre otros. La autora a partir de la cerámica así como de dos fechados ^{14}C (700 ± 80 Beta-22667; 600 ± 100 Beta-22669) procedentes de carbón vegetal hallado dentro de recipientes posicionados como ofrendas ubica cronológicamente al sitio en el periodo tardío. Para la región de la Sabana de Bogotá entre los sitios incluidos está Portalegre (Soacha, Cundinamarca) del cual se estudiaron 94 individuos (56 masculinos, 30 femeninos y 8 indeterminados). Al igual que en otros sitios muiscas en Portalegre se encontraron una gran cantidad de entierros (130), abundante material cerámico, lítico, orfebre y de hueso así como abundantes restos óseos de especies animales (Botiva, 1988, 1989). Therrien y Enciso (1991) reportaron dos fechados convencionales obtenidos directamente de hueso humano 915 ± 115 años ^{14}C AP (GX-18842) y 720 ± 110 años ^{14}C AP (GX-18841). La corrección por fraccionamiento empleando un promedio de $\delta^{13}\text{C}$ -12.8‰ (Cárdenas, 2002; Delgado, 2013; Delgado *et al.*, 2014) obtenido de 6 muestras humanas del mismo sitio arrojó las siguientes fechas: 1115 ± 125 años ^{14}C AP y 920 ± 120 años ^{14}C AP. Las fechas absolutas así como la tipología cerámica permiten ubicar a Portalegre en el periodo Muisca temprano. Aparte se incorporaron al estudio varios individuos agrupados bajo el rotulo “Muiscas Bogotá” procedentes de dos sitios hallados en la actual ciudad de Bogotá para diferenciarlos de otras muestras excavadas en sus alrededores como Portalegre y Soacha (Soacha, Cundinamarca) y con el fin de asegurar un tamaño de muestra aceptable en términos estadísticos. En total se incluyeron 37 individuos (17 masculinos, 13 femeninos y 7 indeterminados) procedentes de Candelaria y Las Delicias ambos con un buen contexto arqueológico y cronológico. Las fechas para Las Delicias son 1180 ± 70 años ^{14}C AP (Beta-39874) y 1010 ± 60 años ^{14}C AP (Beta-39873) mientras que para Candelaria son 775 ± 110 años ^{14}C AP (GX-18840) y 700 ± 110 años ^{14}C AP (GX-18839). Si bien en términos generales la agrupación de ambas muestras no se justifica en un sentido cronológico ya que una pertenece al periodo temprano y la otra al tardío, para las discusiones sobre la evolución de los grupos humanos de la región durante el Holoceno tardío no afectará profundamente. Finalmente, se incluyó otra muestra agrupada que consistió en individuos muiscas de Soacha excavados en su mayoría por Eliécer Silva Celis en 1942. Dichos restos fueron catalogados como muiscas según el mismo autor así como por José Vicente Rodríguez y Patricia Ramírez curadora del Museo Nacional donde actualmente se encuentran depositados. Aún así los mismos no pueden clasificarse como tempranos o tardíos aunque evidentemente pertenecen al periodo Muisca (*ca.* 1100-350 años ^{14}C AP) de acuerdo con la cerámica así como con el tipo de tumbas. Un total de 30 individuos (24 masculinos y 6 femeninos) componen la muestra “Soacha”.

Otro muestra incluida en la presente disertación procedente de la Cordillera Oriental pero con filiación lingüística Karib es el grupo etnohistórico Panche o Paimas. Los documentos

etnohistóricos y la evidencia arqueológica indican que los cacicazgos Panches tuvieron su máximo desarrollo hacia el 1400 AP pero perduraron hasta la invasión europea en el siglo XVI (Rodríguez Cuenca, 2001). Su territorio se extendió desde el costado occidental de la Cordillera Oriental hasta el actual Departamento de Tolima y el Valle del Magdalena. Varios sitios arqueológicos excavados durante la primera mitad del siglo XX recuperaron una impresionante cantidad de material orfebre y cerámico aunque estudios arqueológicos recientes han dedicado poco esfuerzo a profundizar en la historia de este grupo. En el presente estudio se incluyeron nueve individuos (7 masculinos y 2 femeninos) clasificados como Panche según registros del Museo Nacional provenientes de dos localidades Agua de Dios y Tibacuy ambas ubicadas en la provincia de Alto Magdalena en el Departamento de Cundinamarca. Si bien no hay fechados absolutos los restos provenientes de estas localidades pueden ser ubicados en el rango *ca.* 1300 - 1600 AP correspondiente a los momentos de desarrollo máximo y extinción de la mayoría de los cacicazgos Panche (Rodríguez Cuenca, 2001, 2007).

En el Nororiente de Colombia (Departamentos de Santander y Norte de Santander) varios grupos Chibcha-hablantes se establecieron a inicios del Holoceno tardío (*ca.* 3000 años ^{14}C AP) debido a una expansión relacionada con aspectos económicos proveniente del occidente de Venezuela y/o el Norte de Colombia (Lleras, 1995; Langebaek, 2000). Entre los grupos que habitaron esta región se encuentran los grupos Guane, Chitareros y Laches de los cuales hay disponible una amplia cantidad de información arqueológica y etnohistórica. Si bien resulta claro que las clasificaciones históricas de los grupos pueden no corresponderse con su identidad arqueológica dichas designaciones se usan aquí para agrupar las muestras bajo estudio a falta de un contexto arqueológico detallado. En este estudio se incluyeron muestras óseas de los tres grupos mencionados algunas de las cuales provienen de estudios llevados a cabo a inicios y mediados del siglo XX, mientras que otro grupo de ellas proviene de estudios más recientes. El grupo Guane está representado por 39 individuos (24 masculinos, 11 femeninos y 4 indeterminados) provenientes de dos sitios diferentes Cueva del Santuario y Los Santos ubicados en los departamentos de Santander y Norte de Santander respectivamente. Parte de las muestras fueron obtenidas en los primeros trabajos llevados a cabo por J. W. Schottelius (1941 en Rodríguez Cuenca, 2001), Martín Carvajal (1940 en Rodríguez Cuenca, 2001), Giraldo Jaramillo (194 en Rodríguez Cuenca, 2001) y Donald Sutherland (1971 en Rodríguez Cuenca, 2001) en la Mesa de los Santos y en varios sitios de los cañones y las mesetas de las tierras altas de Santander y Norte de Santander. La cronología del material estudiado se relaciona con dos fechados radiocarbónicos obtenidos directamente de hueso humano 1325 ± 160 años ^{14}C AP (GrN-19191) y 390 ± 100 años ^{14}C AP (OxA-2832) cuyo rango se corresponde con los dos periodos -temprano (*ca.* 1350 AP) y tardío (*ca.* 1600-1700 AP) definidos para los grupos Guane sobre la base de complejos cerámicos (Cárdenas, 1996). No existen valores de carbono

correspondientes a muestras Guane por lo que no se pudo hacer la corrección por fraccionamiento isotópico. En cuanto al grupo Lache un total de 25 individuos (13 masculinos, 9 femeninos y 3 indeterminados) fueron estudiados los cuales proceden de tres localidades Jericó, Cocubal y Cheva excavados en su mayoría por Eliécer Silva Celis (1942). Al momento de la conquista los grupos Lache habitaban parte del norte de Boyacá (Cierra Nevada del Cocouy), Santander y noroccidente de Casanare. Los estudios arqueológicos llevados a cabo en el territorio Lache revelaron cacicazgos caracterizados por su mediano tamaño y con una base económica de tipo agrícola. La cronología de los restos aquí estudiados proviene de dos fechados radiocarbónicos asociados 1480 ± 100 (OxA-2829) 100 años ^{14}C AP y 1750 (no se reportó el sigma) años ^{14}C AP (Cárdenas, 1996). Finalmente el grupo Chitarero está compuesto por 22 individuos (17 masculinos, 4 femeninos y un indeterminado) los cuales también fueron excavados por Eliécer Silva Celis (1942). El material de este grupo proviene de dos localidades ubicadas en el Norte de Santander como son Silos y Mutiscua Las Vigas. De acuerdo con la evidencia etnohistórica a la llegada de los conquistadores europeos la etnia Chitareros estaba dividida en varios cacicazgos de mediano tamaño cuyo territorio se extendía por el Nororiente de Colombia y Noroccidente de Venezuela (Moreno, 1999). Análisis bioarqueológicos que han empleado esta misma muestra sugieren un rango cronológico de 2750-350 AP aunque no se cuenta con fechados radiocarbónicos (Rodríguez Cuenca, 2001, 2007; Rodríguez Cuenca y Vargas, 2010).

Igualmente del norte de Colombia específicamente de la región Caribe se investigaron varias muestras pertenecientes a diferentes contextos arqueológicos tardíos (Bajo Magdalena, Caribe, Guajira, Serranía del Perijá). Dicha región es muy interesante dado que hubo un desarrollo bastante marcado donde algunas sociedades como las Tairona han sido reconocidas como estados incipientes (Reichel-Dolmatoff, 1997). En términos del poblamiento inicial dicha región podría albergar evidencias del primer ingreso a Sudamérica y de las expansiones subsecuentes hacia el interior. Igualmente algunos estudios arqueológicos han sugerido expansiones poblacionales desde la costa Caribe hacia la Cordillera Oriental que habrían dado origen a los grupos Chibchas incluyendo los Muisca (Lleras, 1995). Respecto a la muestra estudiada diferentes restos procedentes de diversos sitios fueron investigados aún así solo 25 individuos (18 masculinos, 6 femeninos y un indeterminado) la componen. Si bien este número es bajo hasta el momento ningún otro estudio en Colombia ha incluido una muestra válida en un sentido estadístico la cual resulta interesante de investigar para poner a prueba diferentes hipótesis sobre expansiones poblacionales relacionadas con eventos paleoclimáticos y/o económicos (Delgado, 2012a). Seis individuos fueron hallados en la Cueva La Trementina Departamento de César los cuales fueron estudiados por Gonzalo Correal (1984). Aunque no se cuenta con fechados y material cultural (entierros secundarios) Correal relacionó esta muestra con el grupo de filiación

lingüística Karib Yuko-Yukpa también conocidos como Motilones que habitaron desde el valle del César en Colombia hasta el lago Maracaibo en Venezuela. La presencia de deformación artificial fronto-occipital permitió al autor sugerir entierros prehispánicos tardíos atribuibles a los últimos 2000 años. Otros dos individuos masculinos momificados procedentes de la Serranía del Perijá también fueron incluidos en este estudio. Ambas momias fueron estudiadas por Sotomayor y Correal (2003) a través de análisis químicos y de tomografía computarizada y fueron también relacionadas con la etnia Yuko-Yukpa sobre la base del estudio de las prácticas mortuorias que caracterizarían a este grupo como son la presencia de entierros secundarios junto con máscaras mortuorias. Estos autores sugirieron una cronología tardía para ambas momias ya que el proceso de momificación artificial en Colombia es posterior a los 2400 años ^{14}C AP. Otros tres individuos del sitio Sabana Larga, ciénaga del Guajaro, Departamento del Atlántico también fueron estudiados los cuales se recuperaron en excavaciones de arqueología de rescate y fueron atribuidos al grupo Malibú (Interconexión Eléctrica SA, 1992). Si bien se cuenta con fechados radiocarbónicos los mismos no fueron reportados aunque Rodríguez Cuenca y Etxeberria (ms) mencionan una fecha de *ca.* 2750 años ^{14}C AP para dichos restos. Aparte otros tres individuos alojados en el Laboratorio de Antropología Física del Departamento de Antropología de la Universidad Nacional de Colombia también fueron incluidos los cuales provienen de dos sitios La Peña en Sabana Larga y de Turbaná Departamento del Atlántico. Contextos arqueológicos similares poseen fechas de entre 2700 y 350 años ^{14}C AP (Cadena, 2010) por lo que probablemente estos restos también puedan ser ubicados en ese rango temporal. Por último siete individuos fueron estudiados provenientes de la ciénaga de Simití en el Departamento de Bolívar (Cadena, 2010). En el sitio se hallaron dos fases de ocupación diferenciadas por sus grupos cerámicos y líticos. Debido a que no fue posible datar el sitio por problemas de conservación de carbón vegetal el autor propone una cronología relativa para la fase inicial de entre 2000 y 1800 AP años ^{14}C AP y para la fase final entre 1200 y 1600 años ^{14}C AP mayoritariamente hacia los primeros siglos de la era cristiana. Igualmente correlaciones con otros sitios del Magdalena medio permiten al autor acotar aún más la cronología para la fase inicial *ca.* 1970 AP y para la final *ca.* 1380 AP. Los restos están asociados a la fase final de ocupación.

Una de las regiones arqueológicas más importantes de Colombia y para la cual existe información amplia y detallada sobre los diferentes desarrollos culturales ocurridos durante los últimos 5000 años es el Valle del río Cauca en el suroccidente del país. Al igual que en otras regiones de Colombia en el Valle del Cauca no existen muchas evidencias, incluyendo restos óseos humanos, atribuibles a los momentos iniciales de poblamiento a excepción de unos pocos sitios (Delgado, 2012a; Aceituno *et al.*, 2013; Delgado *et al.*, 2015ab). Por el contrario la cantidad de evidencias posterior al 4000 AP se incrementan considerablemente y se posee una

idea bastante clara de la historia prehispánica así como de la multiplicidad de cambios y transformaciones ocurridas a nivel económico, cultural y biológico. Cuatro regiones importantes con desarrollos culturales relativamente diferentes han sido definidas 1-) Cordillera Occidental representado por la cultura Calima, 2-) Cordillera Central caracterizado por la Buitrera, 3-) la costa Pacífica con el complejo Tumaco-La Tolita y 4-) el Valle geográfico del Río Cauca con sus divisiones periodo temprano (2350-1450 años ^{14}C AP) y periodo tardío (1150-350 años ^{14}C AP) (Rodríguez, 2002). Los materiales que se incluyeron en esta investigación son en su mayoría del valle geográfico del río Cauca por lo que se hace un mayor énfasis en su descripción. En dicha región existen varios sitios arqueológicos en donde se han encontrado gran cantidad de restos óseos humanos, aún así debido a la composición química (ácida) de los suelos los mismos poseen un bajo índice de conservación por lo que generalmente se encuentran dientes y algunos elementos óseos de dureza relativa como partes del cráneo y huesos largos. Para el presente trabajo se incluyeron seis muestras diferentes Malagana, Coronado, La Cristalina-El Cerrito, Estadio, Guacarí y Santa Bárbara algunas de las cuales cuentan con un buen número de individuos. El sitio Malagana está ubicado en la hacienda homónima en el municipio de Palmira Departamento del Valle del Cauca el cual hace referencia a un cacicazgo uno de los más grandes de todo el Sur Occidente Colombiano donde se hallaron una gran cantidad de evidencias, entre ellas cerámica de excelente calidad e innumerables piezas de oro, que reflejaban una sociedad agroalfarera con desigualdad social y poder económico (Cardale *et al.*, 2000). En el sitio Malagana se hallaron pocos restos óseos humanos en comparación con otros sitios pero debido a la impresionante cantidad de piezas orfebres y cerámica sumado a evidencias rituales se cree que fue el centro del poder político de la sociedad Malagana (Herrera *et al.*, 2007). La muestra investigada corresponde a 11 individuos (5 masculinos, 3 femeninos y 3 indeterminados). Cinco fechados (1920 ± 85 GX-21878; 1880 ± 60 Beta-62233; 2040 ± 60 Beta-84437; 2130 ± 150 GX-21877) permiten ubicar cronológicamente a este sitio entre los 2130 y 1920 años ^{14}C AP (Cardale *et al.*, 2000). Otro sitio incluido es el cementerio de Coronado el cual se ubica en la zona urbana de la ciudad de Palmira, Departamento del Valle del Cauca. En este sitio se hallaron más de 120 tumbas de las cuales se recuperaron 101 individuos de diferentes rangos etéreos y grupos de género (Rodríguez Cuenca, 2005). Cinco fechados 1750 ± 70 AP (Beta-121151); 1910 ± 40 AP (Beta-121153); 1790 ± 50 AP (Beta-121154); 1920 ± 30 AP (Beta-121155) y 2150 ± 80 AP (Beta-121152) (Cabal, 2006) indican contemporaneidad con Malagana. De hecho debido a similitudes en los estilos cerámicos y pautas de enterramiento se ha relacionado estrechamente a Coronado con lo que se ha denominado arqueológicamente “Cultura Malagana” (Cabal, 2006; Herrera *et al.*, 2007; Rodríguez Cuenca, 2005). El material del cementerio de Coronado incluido en el presente estudio es de 29 individuos de los cuales 10 son masculinos, 3 son femeninos y 16 son indeterminados. El material de este sitio al igual que de los demás cementerios del valle

geográfico del río Cauca presenta un estado de conservación pobre. Otro de los sitios investigados se denomina La Cristalina-El Cerrito ubicado en la hacienda La Cristalina en el municipio de Cerrito, Valle del Cauca. En este sitio se detectaron tres áreas de ocupación en el área 1 se hallaron 17 tumbas, en el área 2 se hallaron 7 y en el área 3 solo se halló una tumba (Rodríguez Cuenca *et al.*, 2005). En total se hallaron restos pertenecientes a 23 individuos de los cuales 14 corresponden a subadultos cuyas edades oscilan entre 0 y 9 años. Los once individuos restantes son adultos de edades entre 30 y 55 años. De acuerdo con los autores 6 individuos son de sexo femenino, 4 de sexo masculino y un indeterminado (Rodríguez Cuenca *et al.*, 2005). Para este sitio se poseen dos fechados radiocarbónicos ambos provenientes de carbón vegetal asociados a los enterramientos 2290 ± 150 años ^{14}C AP (Beta-146231) y 1510 ± 100 años ^{14}C AP (Beta-146231). Este sitio corresponde a un sitio de enterramiento del periodo “temprano” relacionado con otros sitios de la región de Palmira como son Malagana, Santa Bárbara, Estadio Deportivo Cali y el Sembrador. De acuerdo con los estilos cerámicos los autores vinculan a este grupo con poblaciones cordilleranas de la región Calima de los periodos Ilima y Yotoco. En esta tesis se incluyeron la totalidad de individuos adultos (6 femeninos, 5 masculinos y un indeterminado). Aparte otro sitio investigado es el denominado Estadio Deportivo Cali el cual hace referencia a un cementerio localizado en los predios del estadio del equipo de fútbol Deportivo Cali en Palmaseca (Palmira, Valle del Cauca). Se recuperaron 46 tumbas cuyas características funerarias eran distintas al resto de sitios aunque con similitudes con la “cultura Malagana” en lo que respecta al ajuar (Rodríguez Cuenca, 2005). A pesar que los autores no reportaron fechas absolutas para este sitio lo ubican en el periodo denominado temprano, Ilima o Bolo temprano posterior a los 2350 años ^{14}C AP. En general 28 individuos de este cementerio componen la muestra incluida, de los cuales 14 son masculinos, 12 femeninos y 2 indeterminados. Respecto al sitio Guacarí el mismo hace referencia a un cementerio adscrito al cacicazgo de Guabas (variante meridional de la Tradición cultural Quimbaya Tardío) el cual fue excavado a inicios de los 90 y está ubicado en la hacienda el Carmen en el municipio de Guacarí, Valle del Cauca (Rodríguez *et al.*, 1994; Rodríguez Cuenca, 2005). Para el cacicazgo de Guabas existen 9 fechados los cuales cubren un lapso de cerca de 400 años y se ubica entre 790 y 1180 años ^{14}C AP. El Carmen (Guacarí) Tumba 3: 790 ± 60 AP (Beta-70016); El Carmen tumba 2: 870 ± 80 AP (Beta-70015); La Alsacia, UE2, 110-120 940 ± 60 AP (Beta-70023); La Alsacia, UE2, 150-160 970 ± 70 AP (Beta-70024); Guabas, Tumba 3 1120 ± 70 AP (Beta-5926); 1120 ± 110 AP (Beta-5926); El Carmen, Tumba 4 1130 ± 70 AP (Beta-70017); 7-; El Carmen, Tumba 5 1180 ± 60 AP (Beta-70018); El Limonar PK276+100 Trinchera 1 110-120 cm: 1170 ± 70 AP (Beta-98105); El Limonar PK276+100, Trinchera 1. 120-130 cm 1050 ± 70 (Beta 98106). Para el cementerio de Guacarí se investigaron un total de 28 individuos entre los cuales 13 son masculinos, 8 femeninos y 7 indeterminados. Finalmente, para la región del Valle geográfico del río Cauca se incluyó un último sitio ubicado al sur de Palmira en la

hacienda Santabárbara. Se hallaron en total 37 tumbas correspondientes a entierros individuales y colectivos. Santabárbara corresponde al mismo desarrollo cultural reflejado en Malagana y Coronado, sin embargo se diferencia de ellos al no presentar los suntuosos y elaborados ajuares presentes en los otros cementerios. A pesar que no se poseen fechados absolutos para este sitio, sus similitudes con Malagana y Coronado permiten ubicarlo este en momentos posteriores a 2350 años ^{14}C AP. Para este sitio se contó con poco material (11 individuos) el cual está distribuido de la siguiente manera 5 individuos masculinos, 5 indeterminados y uno femenino.

La última región de Colombia incluida en la presente investigación se ubica en el sur del país la cual al igual que en el Valle del Cauca, la Cordillera Oriental y el Norte de Colombia mostró un impresionante desarrollo económico, social y político durante el Holoceno tardío final. La muestra de esta región incluida en esta investigación proviene de varios sitios del Departamento de Nariño entre ellos Tajumbina, Maridías, Bomboná, La Paloma y Ancuyá. Los materiales de los dos últimos sitios obedecen a hallazgos incidentales mientras que los tres primeros corresponden a cementerios excavados a finales de los 80s e inicios de los 90s. Mucho del material aquí estudiado esta en malas condiciones de preservación debido a sesgos tafonómicos (alta acidez del suelo). Respecto al sitio Tajumbina Cadavid y Ordoñez (1992) reportaron varios entierros de los cuales se recuperaron 10 individuos. Para este sitio existen seis fechados ^{14}C de las cuales dos son 1000 ± 80 AP (Beta-41873 y 1000 ± 80 AP (Beta-47873). Las cuatro restantes cubren un lapso de 510 años aproximadamente y se ubican en el 4030 ± 70 AP (Beta-66498); 4030 ± 60 AP (Beta-66499); 4400 ± 70 AP (Beta-46168) y 4540 ± 110 AP (Beta-47873). Evidentemente ambos grupos de fechados sugieren dos momentos de ocupación distintos aunque los autores creen que los fechados de 4000 AP se deben a la inclusión de material antiguo en estratos superiores. Los materiales aquí estudiados pertenecen a los estratos tardíos fechados en 1000 AP. Aparte se incluyeron 6 individuos aislados alojados en el Museo Nacional de Colombia pertenecientes a diferentes sitios dos de Ancuyá, 3 de Bomboná y uno de La Paloma. Si bien no hay reportes y/o fechados asociados a estos materiales a excepción de Bomboná (825 ± 90 años ^{14}C AP GX-197-05) los catálogos del museo los agrupan con la etnia Quillacinga que habitó el Sur de Colombia durante el Holoceno tardío. Finalmente, en este estudio se incluyeron 13 individuos del cementerio Maridías ubicado en el bosque de Maridías que es una colina que se eleva al Nor-Oeste del volcán Galeras en el Valle de Atríz en la ciudad de Pasto, Sur de Colombia. Se excavaron más 100 tumbas con poco o ningún ajuar (Cárdenas y Cadavid, 1990). Para el sitio existen dos fechados que lo ubican en el periodo colonial 335 ± 100 años ^{14}C AP (GX-15474G) y 230 ± 70 años ^{14}C AP (Beta-34827). La tipología cerámica de este sitio ha sido asociada con tres complejos cerámicos que aparecen en secuencia temporal Capulí, Piartal y Tuza. Sin embargo la decoración de la cerámica de Maridías es exclusivamente Quillacinga (Cárdenas y Cadavid, 1990). Todos los materiales provenientes de esta región del

Sur de Colombia pueden asociarse con el grupo Quillacinga el cual es uno de los tres grandes grupos indígenas que encontraron los conquistadores europeos a su llegada en el siglo XVI en la región sur de Colombia y norte del Ecuador. Sobre la base de tipologías cerámicas el territorio Quillacinga fue definido entre la banda oriental del río Guáitara, el valle de Sibundoy, gran parte del río Juanambú y la hoya alta y media del río Mayo (Groot y Hooykas, 1991). El rango temporal atribuido a estos complejos cerámicos y por ende a la etnia Quillacinga es entre los 750 y 400 años ^{14}C AP. En total se analizaron los restos de 29 individuos de esta región de los cuales 12 son masculinos, 4 femeninos y los restantes (13) son indeterminados.

En la presente investigación (ver análisis de regresión espacial múltiple en el capítulo VII) se evaluó el papel de algunos factores ecológicos (básicamente variables ambientales y de dieta) sobre la diversidad craneofacial. Dichas variables fueron obtenidas a partir de análisis llevados a cabo por el autor de esta tesis. Para una mejor comprensión del lector sobre la diversidad ecológica a continuación se presentan gráficos de los análisis de 1) secuencias de fechados radiocarbónicos para todo el Holoceno (Sabana de Bogotá), *proxies* paleoambientales así como de la evidencia diatómica, polínica y glaciomorfológica tanto de la Sabana de Bogotá como de toda la región (ver Delgado, 2012ad); 2) razones de isótopos del nitrógeno y el carbono (apátita y colágeno) procedentes de muestras humanas y de fauna de diferentes regiones de Colombia y 3) análisis de patologías orales y patrones de desgaste dental en grupos cronológicos de la región (Delgado, 2007; Delgado, 2013; Delgado *et al.*, 2014).

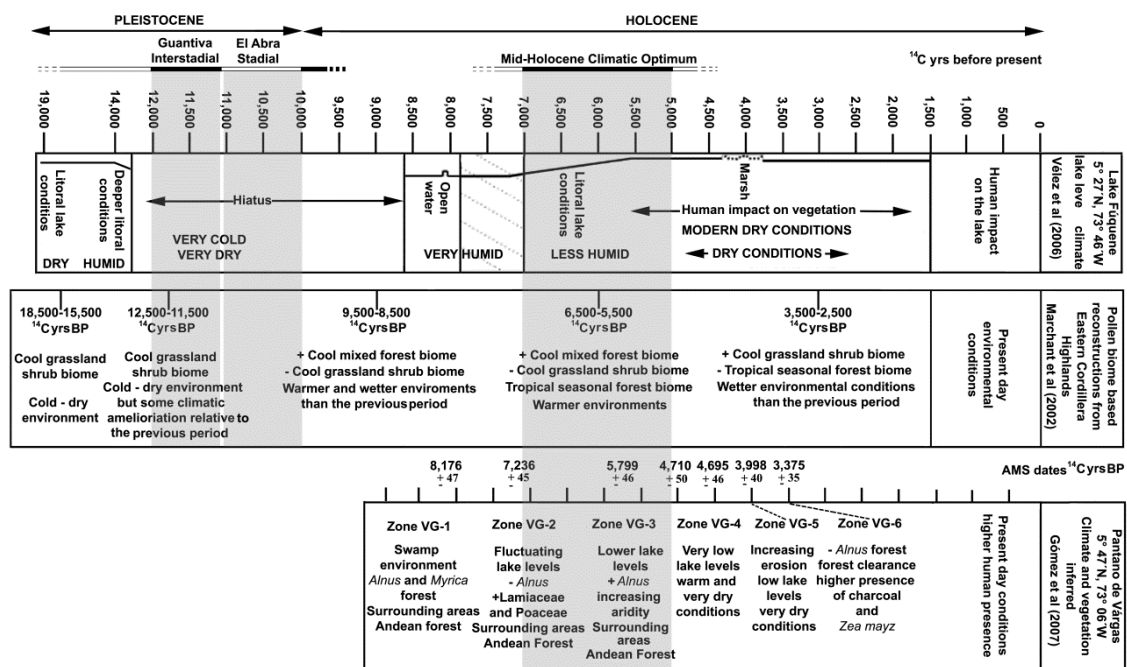


Figura 6.4. Evolución del clima/vegetación y reconstrucción de los biomas para la Sabana de Bogotá y áreas circundantes para los últimos 19,000 años ^{14}C AP sobre la base de evidencia diatómica, polínica y glaciomorfológica (Tomado de Delgado, 2012ad).

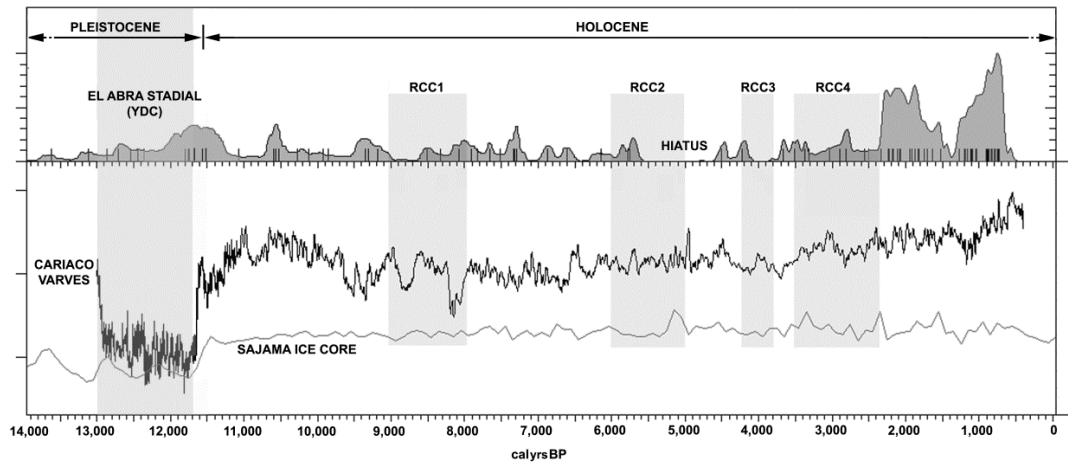


Figura 6.5. Curva de probabilidades sumadas de fechados ^{14}C calibrados (2 sigmas) para el periodo 14,000-500 cal AP provenientes de sitios arqueológicos de la Sabana de Bogotá comparada con dos *proxies* paleoclimáticos: varvas de la cuenca Cariaco (Hughen *et al.*, 1998) y núcleos de hielo del volcán Sajama en los Andes Centrales. Las barras en gris denotan la cronozona Younger Dryas (Estadial El Abra) y cuatro periodos de cambio climático rápido (RCC) identificados por Mayewski *et al* (2004). Tomado de Delgado (2012a).

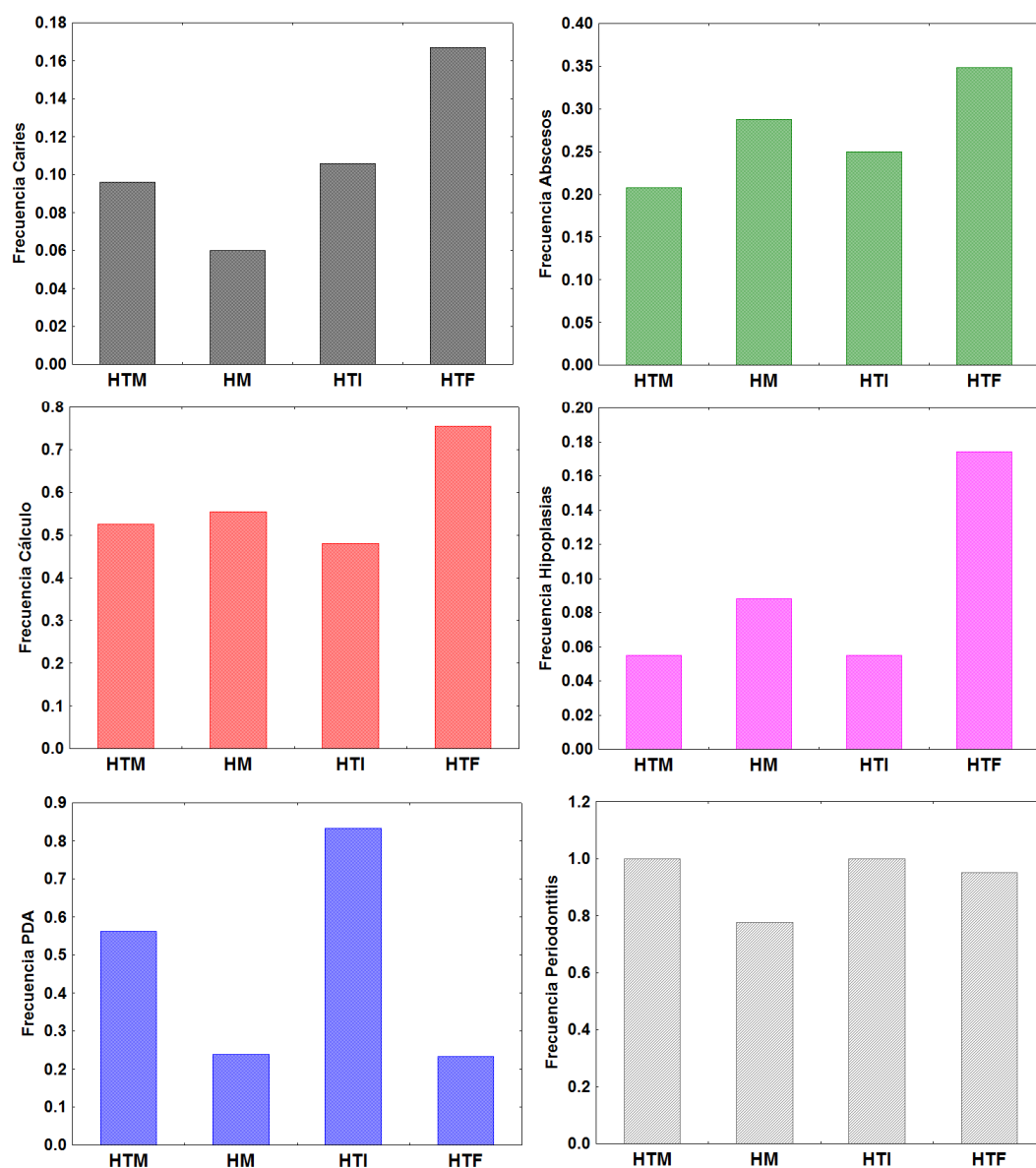


Figura 6.6. Frecuencias de patologías orales en grupos cronológicos del Norte de los Andes. Datos tomados de Delgado (2013).

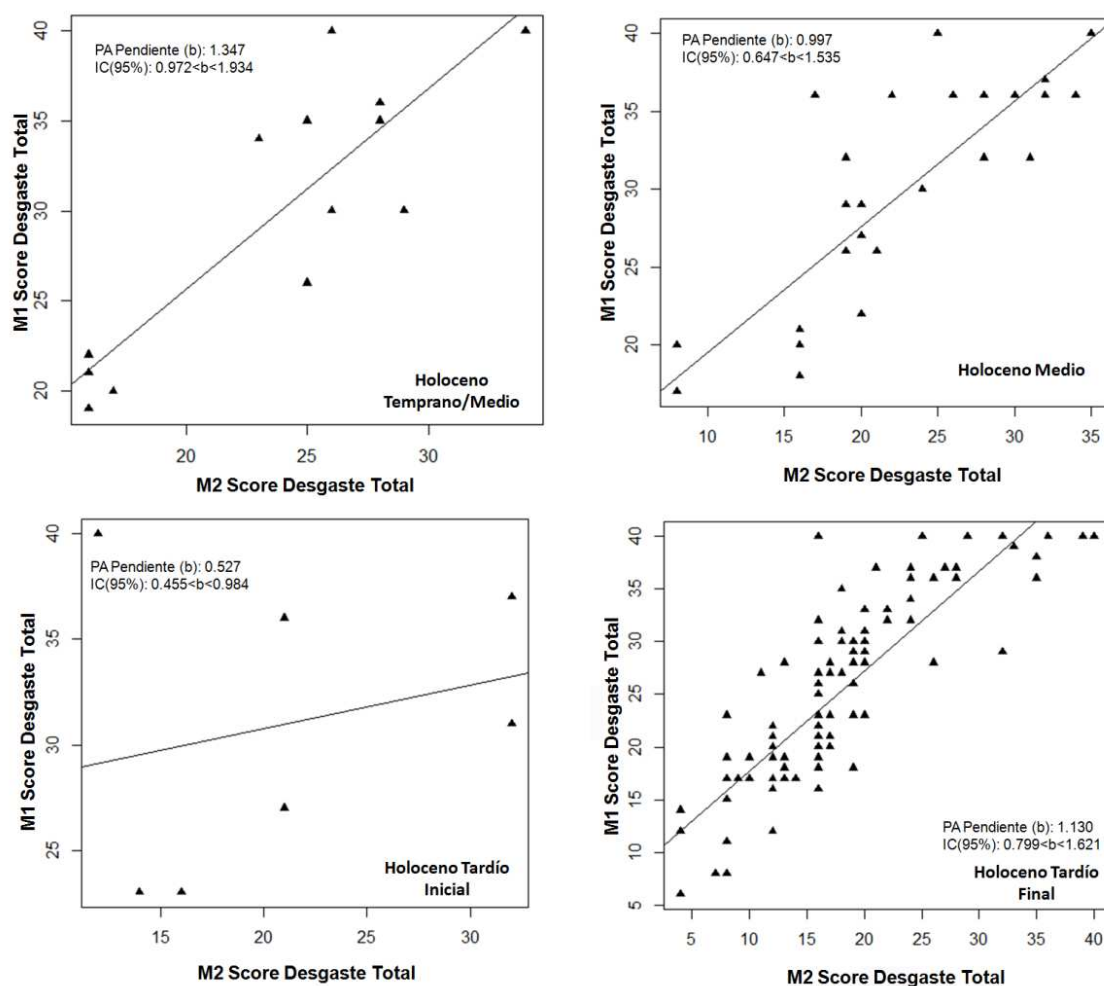


Figura 6.7. Scores de desgaste dental para grupos cronológicos del Norte de los Andes según el método de ejes principales (Scott, 1979) incluyendo la pendiente y los intervalos de confianza. Gráficos generados con el programa libre R (Development Core Team, 2015) empleando un script escrito por el autor basado en las ecuaciones de Sokal y Rohlf (1979:528-530). Datos tomados de Delgado (2013).

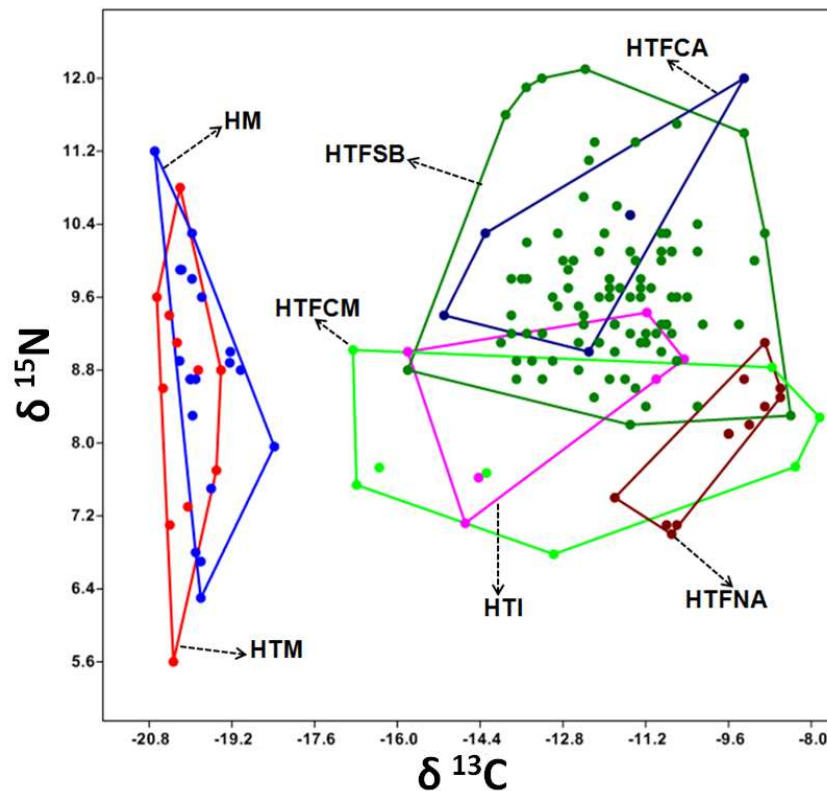


Figura 6.8. Análisis bivariado de razones de isótopos de carbono y nitrógeno de muestras del Norte de los Andes. HTM: Holoceno temprano/medio; HM: Holoceno medio; HTI: Holoceno tardío inicial; HTFSB: Holoceno tardío final Sabana de Bogotá; HTFCA: Holoceno tardío final Costa Atlántica; HTFCM: Holoceno tardío final Cauca Medio; HTFNA: Holoceno tardío final Nariño. Delgado (2013) y Delgado *et al* (2014).

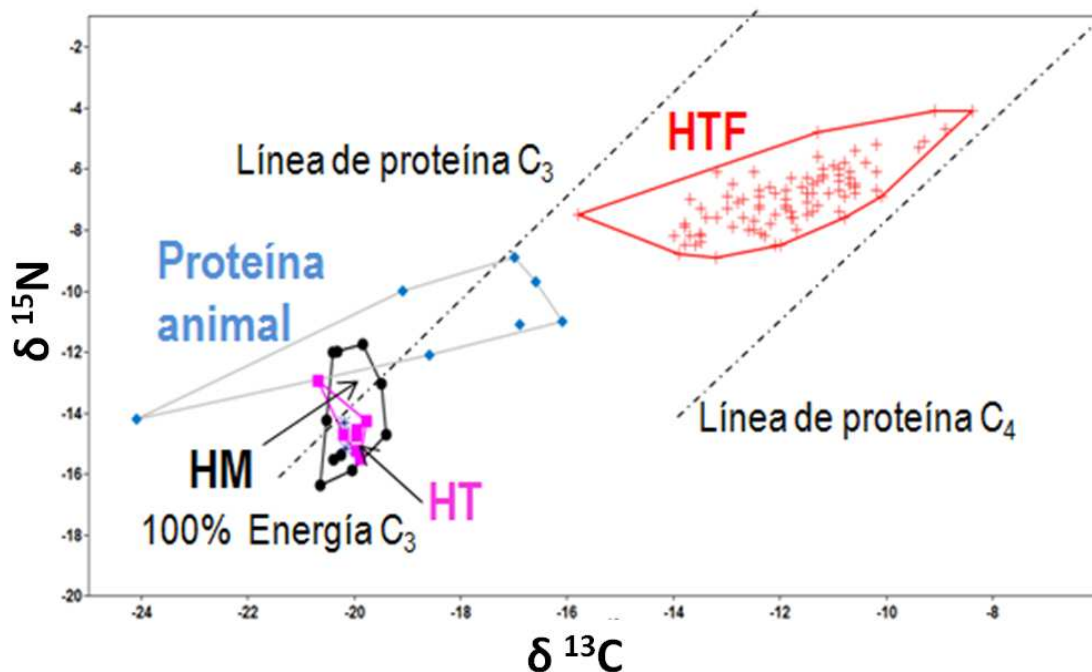


Figura 6.9. Análisis de regresión del carbono (colágeno sobre la apatita) de grupos cronológicos del Norte de los Andes según el modelo de Kellner y Schoeninger (2007). Datos tomados de Delgado (2013) y Delgado *et al* (2014).

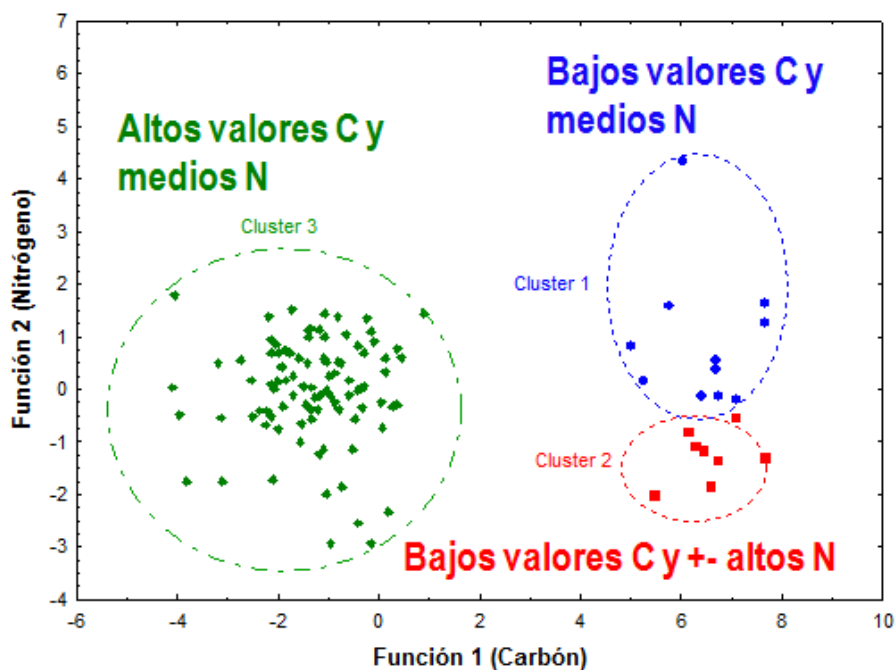


Figura 6.10. Análisis de funciones discriminantes entre valores de isótopos del carbono tanto colágeno como apatita y el nitrógeno según el modelo de Froehle *et al* (2012) entre grupos cronológicos del Norte de los Andes. Wilks' Lambda: .08410 approx. F (6,214)=87.322 $p < 0.0000$. 100% de la dispersión. Datos tomados de Delgado (2013).

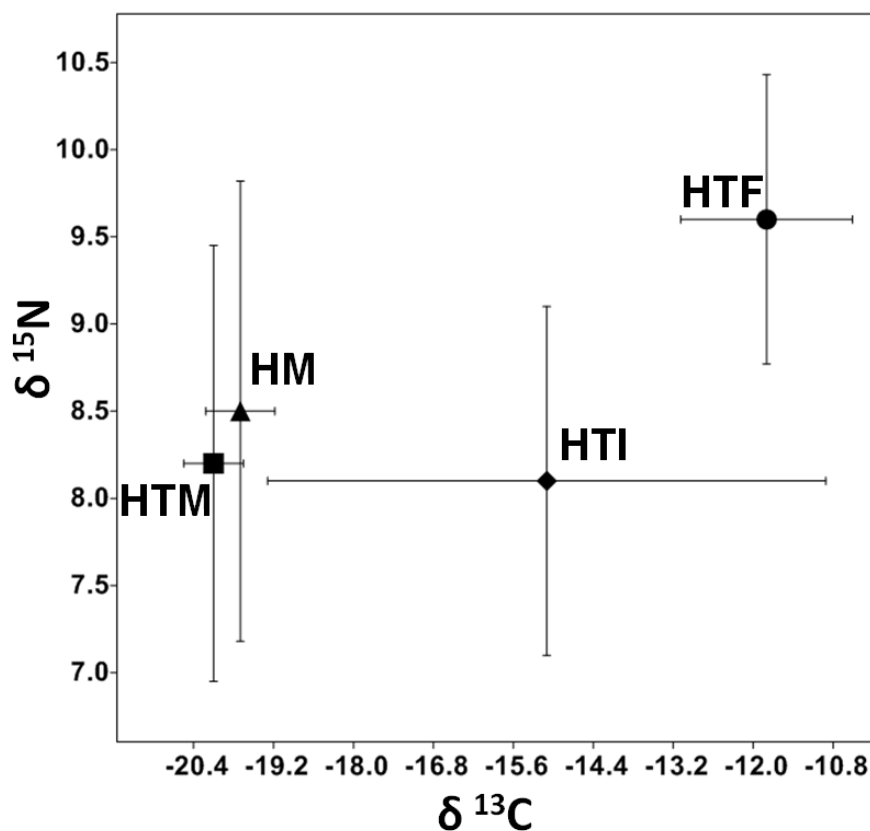


Figura 6.11. Análisis bivariado de los valores promedio (± 1 desvío estándar) de razones de isótopos de carbono y nitrógeno entre grupos cronológicos del Norte de los Andes. Datos tomados de Delgado (2013).

VI.2. Muestras del resto de Sudamérica

Dado que en la presente disertación se investigan los patrones de diversidad morfológica de los primeros grupos que ingresaron a la región con el fin de reconstruir aspectos relacionados con el poblamiento inicial se puso énfasis especial en el relevamiento de variables de esqueletos atribuibles a momentos tempranos definidos aquí entre el Pleistoceno final y la primera mitad del Holoceno. Aún así en América existen pocos sitios con individuos cuya cronología sobrepasa los 5000 años ^{14}C AP por lo que es importante incorporar la mayor cantidad de datos posible para tener una idea general de la diversidad en diferentes momentos del Holoceno. Para el presente estudio se obtuvieron datos originales de varios individuos de América con cronologías que oscilan entre 11,000 y 4000 AP cuya descripción del contexto cronológico y arqueológico se presenta a continuación. Estos materiales ya han sido analizados por otros autores empleando tanto técnicas morfogeométricas como craneométricas (Barrientos *et al.*, 2003; Pérez *et al.*, 2009; Pucciarelli *et al.*, 2010). Del sitio Arroyo Seco 2 (AS2) se incluyó un individuo adulto de sexo masculino (AS-19) en buen estado de conservación. AS2 es un sitio multicomponente ubicado al aire libre el cual ha proporcionado importantes evidencias sobre el poblamiento inicial del subcontinente (Barrientos, 1997; Steele y Politis, 2009). El componente temprano posee 13 fechas cuyo rango va desde 9350 ± 130 (OXA-9508) hasta $12,250 \pm 110$ (OXA-9506) (Steele y Politis, 2009; Politis *et al.*, 2009). El individuo incluido en esta disertación posee un fechado AMS de 6860 ± 60 años ^{14}C AP (AA-9045) (Barrientos, 1997). Aparte se incluyeron tres cráneos más de individuos adultos masculinos en variable estado de conservación pertenecientes a tres sitios Pampeanos Arroyo Chocorí, Arroyo La Tigra y Fontezuelas de los cuales dos han sido recientemente datados en la frontera Holoceno temprano/medio (Politis *et al.*, 2011) y otro por asociación con restos de fauna extinta (gliptodonte) se cree puede ubicarse en la frontera Pleistoceno/Holoceno (Héctor Pucciarelli comunicación persona, 2012). Estos restos poseen una historia particular ya que fueron pilar fundamental en la formulación de las hipótesis del paleontólogo argentino Florentino Ameghino sobre el origen de los humanos en Sudamérica (Ameghino, 1909, 1910 en Politis *et al.*, 2011). El sitio Arroyo Chocorí está ubicado sobre la costa atlántica cerca del poblado Mar del Sur a 100 mts del sitio Arroyo La Tigra (Politis *et al.*, 2011). El esqueleto fue encontrado por personal del Museo de La Plata en 1888 y analizado subsecuentemente por Lehman-Nitsche (1907 en Politis *et al.*, 2011), Ameghino (1910 en Politis *et al.*, 2011) y Hrdlička (1912). Mientras que los dos primeros autores consideraron estos restos de importancia para la discusión del poblamiento inicial de América el último autor sugirió que ni la supuesta edad geológica ni la morfología de los mismos permitan sugerir una edad temprana y por lo tanto resultaban de poco interés en la discusión. Sin embargo, gracias a un programa de datación se obtuvo un fechado AMS que indica claramente una edad radiocarbónica cercana al Holoceno temprano (7010 ± 60 CAMS-

16593) (Politis *et al.*, 2011). Respecto al sitio Arroyo La Tigra los restos también fueron hallado en 1888 por personal del Museo de La Plata cerca al pueblo Mar del Sur entre los arroyos Arroyo La Tigra y Arroyo Seco cerca de un acantilado en el Océano Atlántico (Politis *et al.*, 2011). Al igual que el individuo Arroyo Chocorí los restos del Arroyo La Tigra fueron analizados por Lehman-Nitsche (1907), Ameghino (1910) y Hrdlička (1912) arribando a las mismas interpretaciones mencionadas para el primer esqueleto. Este individuo también fue fechado por la técnica AMS arrojando una edad de 7270 ± 60 (CAMS-16173) (Politis *et al.*, 2011). Finalmente el individuo del sitio Fontezuelas fue hallado cerca al arroyo Arrecifes en la estación del ferrocarril Fontezuelas de donde obtuvo su nombre (Pucciarelli *et al.*, 2010). A pesar que no se poseen fechados directos su asociación² con megafauna extinta, básicamente gliptodontes, sugieren una edad temprana. Este individuo fue incluido aquí a pesar de la falta de una cronología confiable ya que análisis morfológicos detallados sugerirían afinidad con otros cráneos tempranos de la región pampeana (Héctor Pucciarelli comunicación personal, 2012).

Aparte del material temprano de las Pampas mencionado otros diez cráneos de Tierra del Fuego y Patagonia también fueron incluidos en la presente investigación cuyo rango de fechas va de ca. 7000 a 2300 años ^{14}C AP. Ocho de ellos fueron fotografiados por la Dra. Lorena L'Heureux en el American Museum of Natural History (New York USA) y en el IMHICIHU (Buenos Aires, Argentina) quien amablemente proporcionó dicho material gráfico del cual se obtuvieron diferentes tipos de variables craneométricas, dentales y morfogeométricas. Entre los restos analizados están un individuo masculino del sitio Pali Aike, 2 individuos uno masculino y otro femenino de Cañadón Leona 5, 3 individuos femeninos de Cerro Sota, 2 individuos masculinos del sitio Orejas de Burro. En el sitio Cueva Pali Aike en Tierra del Fuego, Sur de Chile se hallaron los restos de varios individuos incompletos, desarticulados, fragmentados, cremados y dispersos por toda la cueva en asociación con restos de perezoso (*Myodon sp.*) por lo que una edad finiplesitocénica fue inferida (Bird, 1970; L'Heureux y Amorosi, 2012). No obstante análisis tafónomicos sugieren que de hecho los restos no son contemporáneos (Borrero, 2005) lo cual se ve corroborado por un fechado obtenido de los ácidos que se lavaron de los restos el cual arrojó una fecha de 7830 ± 60 (Beta-099066) (Neves *et al.*, 1999). Aún así Amorosi y Waters (2013) presentaron nuevas fechas de este sitio de los estratos 18 ($10,395 \pm 30$ ^{14}C AP UCIAMS-104660 y $10,395 \pm 40$ ^{14}C AP UCIAMS-106044), 19 ($10,675 \pm 40$ ^{14}C AP UCIAMS-104662 y $10,760 \pm 60$ ^{14}C AP UCIAMS 106047) y 20 ($10,835 \pm 50$ UCIAMS-106047 y $10,810 \pm 50$ UCIAMS-106048) que incrementan su antigüedad. A pesar que se obtuvieron fotografías estandarizadas de este mismo individuo con las cuales se midieron algunas variables

² Algunos autores como Hrdlička, Hansen y Kolleyn (en Pucciarelli *et al.*, 2010) consideraron dicha relación como controversial sugiriendo que los restos humanos y de megamamíferos pertenecían a distintos momentos geológicos.

craneométricas varias son imposibles de obtener a partir de imágenes por lo que mediciones obtenidas por Neves *et al* (1999) fueron también incluidas. El sitio Cañadón Leona 5 fue excavado por Bird en la década del 1930 y está ubicado en la ladera oriental de la Laguna Blanca a 48 km del noroeste del Estrecho de Magallanes, Chile (L'Heureux y Amorosi, 2009). En este sitio se hallaron dos entierros múltiples compuestos por un total de ocho individuos 6 adultos y 2 subadultos en variable estado de conservación. En cuanto a la cronología del sitio una correlación inicial con la secuencia crono-cultural de la cueva Fell Bird (1988) sugirió una edad *ca.* 6500 años ^{14}C AP no obstante fechados obtenidos a partir de muestras de carbón vegetal indicaron edades de entre 1740 ± 70 y 2280 ± 60 (L'Heureux y Amorosi, 2009). No obstante L'Heureux y Amorosi (2009) indican que de acuerdo con la datación del nivel inmediatamente inferior y con las notas de campo de Bird la edad del entierro 2 debe oscilar entre 2300 y 2500 años ^{14}C AP aunque que no se poseen fechados directos de los individuos. De otro lado el sitio Cerro Sota es otra de las cuevas estudiadas por J Bird en la tercera década del siglo XX el cual se ubica en el sector meridional del Campo Volcánico Pali Aike, Chile (L'Heureux y Amorosi, 2010). En la cámara interior de la cueva se hallaron artefactos líticos así restos de fauna reciente y extinta más un entierro sincrónico múltiple de 7 individuos. Debido a la presencia de fauna extinta Bird infirió una edad finipleistocénica no obstante tres fechados AMS obtenidos directamente de dos individuos ubican el entierro en el Holoceno tardío inicial (3645 ± 65 AA7788; 3755 ± 65 AA7789; 3380 ± 70 Oxa-2850) (L'Heureux y Amorosi, 2010). El sitio Orejas de Burro 1 está ubicado en el Campo Volcánico Pali Aike en la provincia de Santa Cruz, Argentina. Las excavaciones realizadas permitieron la recuperación de cinco individuos dos adultos y tres subadultos en buen estado de conservación y depositados en un solo eventos sincrónico (L'Heureux y Barberena, 2008). La cronología del sitio está determinada por 6 fechados radiocarbónicos dos de ellos AMS uno obtenido directamente de hueso humano de uno de los entierros (3565 ± 45 UA-23097) el cual indica que la edad del entierro se ubica en el Holoceno tardío inicial (L'Heureux y Barberena, 2008). Respecto al famoso sitio Mata Molle provincia de Neuquén (Argentina) mucha controversia se ha suscitado respecto a la edad y afinidad morfológica de los entierros desde mediados de la década de 1950. En este sitio se halló un entierro múltiple compuesto por dos individuos en variable estado de conservación los cuales se encuentran alojados en La División Antropología del Museo de La Plata (Gordon *et al.*, 2013). El sitio posee varios fechados que oscilan entre 2430 y 4550 años AP, no obstante debido que el material datado fue turba y barro necrogénicos no existía hasta hace poco evidencias cronológicas fuertes sobre la verdadera edad de los individuos. Los últimos autores realizaron análisis detallados de los restos mencionados entre ellos la datación directa (AMS) de los mismos cuya edad fue establecida en 3270 ± 46 años ^{14}C AP (AA 94835).

VI.3. Muestras comparativas investigadas

Las muestras comparativas hacen referencia a series de datos obtenidas de muestras analizadas y publicadas por otros autores que por su pertinencia tempore espacial fueron incluidas aquí con el fin de mejorar la resolución del análisis. Sudamérica es privilegiada en términos de la cantidad de restos óseos humanos atribuibles a momentos tempranos ya que varios sitios con decenas de individuos han sido excavados en casi toda la región (v.g. Sabana de Bogotá-Colombia, Santa Helena-Ecuador, La Paloma-Perú, Lagoa Santa-Brasil, Arroyo Seco 2-Argentina, etc). En la presente disertación se incluyeron varias muestras comparativas tempranas distribuidas por todo el continente que cumplieran dos criterios básicos 1) que presentaran fechados directos o asociaciones confiables a estratos pertenecientes al Pleistoceno final y el Holoceno temprano/medio y 2) que hubiesen usado los mismos procedimientos de registro de las variables aquí analizadas. Solo dos tipos de evidencias fueron escogidos para los análisis comparativos extrarregionales, a saber craneometría y morfología dental no-métrica, debido a que han sido ampliamente investigadas y por lo tanto existen datos procedentes de toda América.

VI.3.1 Craneometría

En la tabla 6.2 y la figura 6.12 se presentan detalles generales de la muestra craneométrica comparativa así como su distribución geográfica. Se incluyó una muestra de 82 individuos (44 masculinos y 38 femeninos) procedentes de diversos sitios de la región de Lagoa Santa Brasil principalmente aunque también de otras regiones estudiados previamente por Neves y Hube (2005). Esta región es una de las más relevantes en la discusión sobre el poblamiento inicial del Nuevo Mundo ya que ha proporcionado una amplia cantidad de material arqueológico temprano incluyendo restos óseos humanos. Una amplia cantidad de fechados han sido publicados por lo que la base cronológica de la región es bastante robusta. Igualmente varios individuos han sido datados directamente por AMS por lo que la consistencia cronológica de estos materiales es excepcional. De acuerdo con los autores la mayoría de los individuos excavados poseen edades que van desde *ca.* 7000 hasta los 12,000 años ^{14}C AP, aunque una revisión detallada de la evidencia arqueológica y cronológica sugiere que de hecho los entierros humanos, a excepción de Lapa Mortuária (cueva) y Lapa Vermelha IV, poseen un rango cronológico más acotado con un gran porcentaje ubicado entre el séptimo y octavo milenio antes del presente y varios individuos de hecho con edades cercanas al Holoceno medio y tardío (Neves y Hube, 2005; Bueno *et al.*, 2013). Aquí es importante resaltar que la datación de uno de los cráneos más antiguos de América según los autores llamado Lucia (Lapa Vermelha IV, *ca.* 11,500 y 11,000 años ^{14}C AP) arrojó una fecha AMS de 9330 ± 60 (Beta-84439) la cual fue considerada la edad mínima del sitio. Debido a la falta de colágeno no se pudieron obtener fechados adicionales de

Luzia, no obstante estudios geoarqueológicos y fechados por luminiscencia ópticamente estimulada (Feathers *et al.*, 2010), nuevos fechados AMS (Fontugne, 2012) y reanálisis de la cronología del sitio y la región (Araujo *et al.*, 2012) indican que de hecho el sitio Lapa Vermelha IV y más específicamente Luzia posee un rango temporal que va desde el 11,000 al 16,000 ^{14}C AP corroborando las hipótesis iniciales de Neves. El estado de conservación de este material es variable y por lo tanto la frecuencia de valores perdidos varía ampliamente. Con el fin de minimizar la cantidad de datos perdidos y obtener matrices de datos completas para los análisis estadísticos desarrollados varios procedimientos metodológicos y estadísticos se siguieron como se explica en detalle más adelante (capítulo VII). Adicionalmente, se obtuvieron datos del individuo 2 del sitio Baño Nuevo en el sur de Chile (Mena *et al.*, 2003) el cual corresponde a un individuo masculino adulto joven (20-25 años). Se obtuvieron dos fechados AMS directamente de dicho individuo los cuales arrojaron los siguientes resultados 8850 ± 50 (CAMS-36633) y 8880 ± 50 (CAMS-36634). En este sitio se hallaron varios individuos sin embargo solo el individuo 2 permitió obtener datos craneométricos (Mena *et al.*, 2003).

Debido a la importancia de llevar a cabo comparaciones interregionales y dada la escases de restos óseos tempranos se incluyeron dos grupos de individuos presumiblemente pertenecientes al Pleistoceno final y al Holoceno temprano de Centro y Norte América respectivamente. Los restos de Centro América provienen de la cuenca de México específicamente de varios sitios ubicados alrededor de la actual Ciudad de México y fueron estudiados previamente por González-José *et al* (2005a) y medidos por Walter Neves, Héctor Pucciarelli y Marta Mirazón Lahr. Adicionalmente, se incluyo un individuo recientemente descubierto de la península de Yucatán Chatters *et al* (2014). A pesar que algunos de los restos analizados poseen fechados AMS que permiten ubicarlos con alta probabilidad en el Pleistoceno final varios poseen una cronología menos clara la cual fue establecida por asociación a estratos fechados y/o análisis de material geológico y arqueológico que sugieren una edad “temprana”. Del sitio Peñón III se incluyo un individuo adulto (25 años) de sexo femenino fechado directamente por AMS en 10.755 ± 75 (OXA-10112) (González *et al.*, 2015). Este material fue hallado en 1959 en Colonia Peñón de los Baños en ceniza volcánica por que se sugirió una edad en el Pleistoceno final. Otro individuo masculino del sitio Tlapacoya I fue adicionado al estudio el cual también posee un fechado AMS $10,200 \pm 65$ (OXA-10225) (González *et al.*, 2015). Si bien el sitio fue excavado arqueológicamente el mismo no posee una base estratigráfica clara, no obstante reanálisis del sitio incluyendo su estratigrafía así como de su tefrología y cronología (Silvia González comunicación personal, 2012). Otros tres cráneos Metro Banderas, Chimalhuacan y Cueva del Tecolote correspondientes a individuos masculinos fueron incluidos aunque no poseen fechados directos algunos autores sugieren una edad de *ca.* 10,500 años ^{14}C AP para los

dos primeros mientras que el último se ubicaría alrededor de los 9000-7000 años ^{14}C AP (González-José *et al.*, 2005a). Del sitio Hoyo Negro en Yucatán México se incluyó un individuo femenino el cual posee dos fechados AMS de $10,970 \pm 25$ (UCIAMS-119438) y $10,985 \pm 35$ (UCIAMS-123541) (Chatters *et al.*, 2014). Los datos se obtuvieron de imágenes estandarizadas publicadas por los autores.

Finalmente de Norteamérica se incluyeron datos craneométricos de siete individuos todos con fechados y asociaciones culturales confiables que permiten ubicarlos en el Pleistoceno final y el Holoceno temprano. Estos restos han sido investigados previamente por varios investigadores (Steele y Powell, 1992, 2002; Brace *et al.*, 2001; Owsley y Jantz, 1999, Owsley *et al.*, 2010). Los restos de un individuo masculino (adulto medio) fueron hallados en 1996 en la superficie inferior del lago Wallula, una sección del río Columbia en Kennewick, Washington, Estados Unidos. Este individuo conocido como el “hombre de Kennewick” ha generado discusiones interesantes sobre el poblamiento temprano de América y sobre derechos de repatriación de restos óseos humanos en arqueología (Owsley y Jantz, 1999). Seis fechados AMS obtenidos a partir de hueso ubican cronológicamente a este individuo en un rango temporal amplio del quinto al octavo milenio AP aunque solo los tres más tempranos son considerados válidos: 8410 ± 60 (UCR-3476/CAMS-29578); 8410 ± 40 (Beta-133993) y 8130 ± 40 (UCR-3807/CAMS-60684) (Powell y Rose, 2011). Otro individuo femenino (adulto joven) proveniente de Buhl (Idaho) Estados Unidos hallado en 1989 fue incluido en la presente investigación (Green *et al.*, 1998). Un fechado AMS de $10,675 \pm 95$ (Beta-43055) obtenido directamente del hueso (costilla) indica que Buhl es uno de los individuos más tempranos de toda América y por lo tanto muy importante para la discusión del poblamiento inicial del Nuevo Mundo. Igualmente otros dos individuos adultos de Nevada, Estados Unidos, la momia de Spirit Cave y Wizards Beach también fueron incorporados al presente análisis. La momia de Spirit Cave representa un hallazgo muy interesante debido a su preservación y a la complejidad del entierro (Owsley y Jantz, 1999). Varios fechados obtenidos a partir de cabello y hueso ubican a este individuo en el noveno milenio AP 9450 ± 60 (UCR-3261B/CAMS-1422); $9430 \pm$ (UCR-3260/CAMS-12352); 9360 ± 60 (UCR-3261B/CAMS-12354); 9350 ± 70 (UCR-3261D/CAMS-12353) (Owsley y Jantz, 1999). Respecto al individuo de Wizards Beach dos fechados AMS obtenidos a partir de hueso arrojaron fechas de 9250 ± 60 (UCR-3445/CAMS-28124) y 9200 ± 60 (UCR-3445/CAMS-29810) (Burky *et al.*, 2000). Otros dos individuos adultos provenientes de Minnesota, Estados Unidos, también fueron estudiados. Ellos incluyen un individuo de sexo masculino procedente del valle Brown el cual fue hallado con abundante material lítico (Myser y O’Connel, 1997). Dos fechados AMS obtenidos directamente de hueso arrojaron los siguientes resultados 8790 ± 110 (NZA-1102) y 9049 ± 82 (NZA-1808). El otro es un individuo femenino conocido como la “mujer de Minnesota” proveniente del sitio Pelican Rapids el cual

fue datado por AMS en 7840 ± 70 (CAMS-6380) y 7850 ± 50 (CAMS-10354) (Owsley y Jantz, 1999; Fiedel, 2000). Finalmente, un individuo femenino adulto denominado “Arch Lake Woman” cuyo entierro fue encontrado en 1967 y reestudiado por Owsley *et al* (2010) proveniente de New Mexico, Estados Unidos fue adicionado al estudios. Los nuevos análisis incluyen fechados AMS, estudios geoarqueológicos, y análisis morfológicos del cráneo y dentición. Las ocho fechas obtenidas directamente del hueso ubican este individuo entre el octavo y decimo milenio AP aunque el fechado de diez mil años se cree representa la estimación más exacta de la edad geológica, los mismo son: 8500 ± 100 (OXA-3824); 9090 ± 100 (XA-3822); 8860 ± 160 (OXA-3265); 9160 ± 100 (OXA-3823); 9265 ± 35 (CAMS-80539); 9700 ± 40 (CAMS-61133); 9885 ± 45 (CAMS-80540); 10020 ± 50 (CAMS-61133).

Tabla 6.2. Composición de la muestra total en el rango 4000-11,000 años ^{14}C AP de América analizada en la presente disertación empleando rasgos craneofaciales.

Muestra	Composición de la muestra	Cronología en ^{14}C años AP	No individuos	Referencia
Norte de los Andes Holoceno medio (NAHM)	Aguazuque, Chia III,	4000-5050	17M; 27F; T44	Este estudio
Norte de los Andes Holoceno temprano NAHT	Checua, Tequendama, Guavio, Sueva, Galindo, Potreroalto	7000-10,050	15M; 13F; 28T	Este estudio
Brasil	Lapa de Carrancas, Lapa do Caetano, Lapa Mortuária, Lapa D'água, Lapa Mortuária de Confins, Lapa da Amoreira, Cerca Grande 2, 5, 6 y 7, Lapa Vermelha IV, Colección Harold Walter, Santana do Riacho 1, Sumidouro, Escrivania 3, Piaui, Capehlina II	4000-11,000	44M; 40F; T84	Neves y Hube, 2005; Neves et al., 2004; Hube et al., 2007
Cono Sur (CS)	Baño Nuevo, Pali Aike*, Arroyo Chocorí*, Fontezuelas*, La Tigra*, Arroyo Seco 2*, Mata Molle*	4000-9000	7M	Mena et al., 2003; Este estudio*
Cuenca de México (MEX)	Tlapacoya, Cueva del Tecolote, Chimalhuacan, Metro Banderas, Peñon III, Hoyo Negro**	7000/9000-11,000	4M, 2F; T6	González-José et al., 2005a; Este estudio **

Norteamérica (NAM)	Kennewick, Bronws valley, Pelican Rapids, Wizards Beach, Spirit Cave, Burial Buhl, Arc Lake Woman**	7000-10,600	4M; 3F; T7	Green et al., 1998; Owsley y Jantz, 1999; Powell y Rose (accesado noviembre 2011); Owsley et al., 2010; Este estudio **
Total			91M; 82F; T173	

* Muestras analizadas en la división antropología del Museo de La Plata (Arroyo Chocorí, Fontezuelas, La Tigra, Arroyo Seco 2, Mata Molle) y en el caso de Pali Aike de fotografías estandarizadas amablemente proporcionadas por la Dra. Lorena L'Hereux.** Cráneos analizados a partir de imágenes estandarizadas obtenidas de Owsley *et al* (2010) en el caso de Arc Lake Woman y de Chatters *et al* (2014) en el caso de Hoyo Negro.

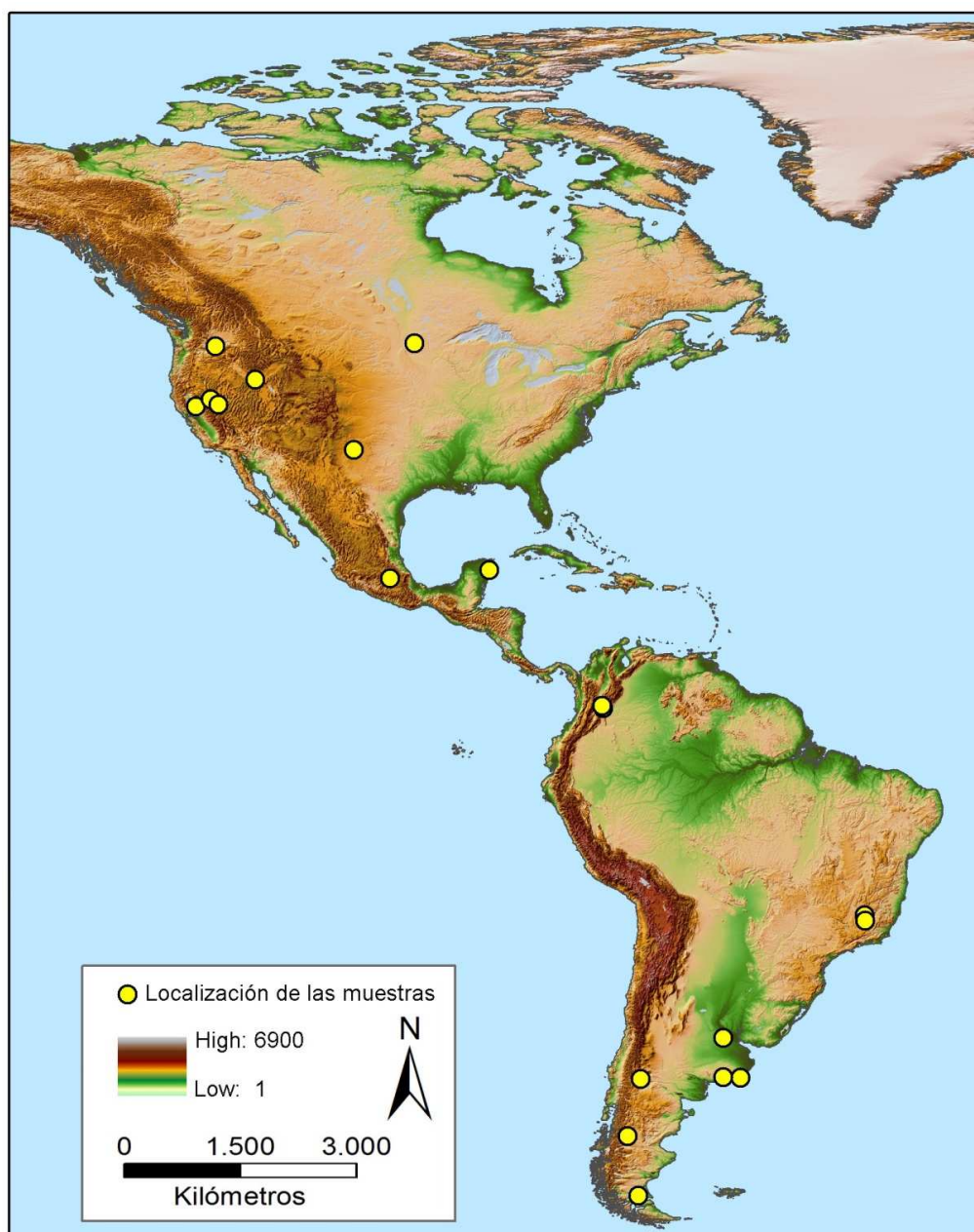


Figura 6.12. Mapa de la distribución geográfica de la muestra del rango 4000-11.000 años ¹⁴C AP de América analizada en la presente disertación empleando rasgos craneofaciales.

VI.3.2 Morfología Dental

Respecto a la variación dental se incluyó una amplia serie de muestras dentales tanto tempranas como tardías que permitieron realizar comparaciones exhaustivas a nivel geográfico y temporal (Tabla 6.3 y Figura 6.13). Gracias al impresionante trabajo de Christy G Turner II durante los pasados 40 años hoy se cuenta con información dental detallada a nivel global. Si bien el trabajo de Turner se ha enfocado en diferentes periodos y regiones los datos correspondientes a América incluyen muestras tardías en su mayoría aunque también algunas tempranas. Las muestras tempranas incluidas aquí son las correspondientes a los individuos que aparecen en Turner (1992) entre ellos sitio Namu (Columbia Británica, Canadá rango de fechas 9720 ± 140 (WAT-452) a 6310 ± 80 (Beta-75340) (3 individuos subadultos); Pelican Rapids (ver arriba, 1 individuo femenino); Columbus fechas no reportadas (Nebraska, Estados Unidos, 1 individuo adulto) Gordon Creek (Colorado, Estados Unidos, 1 individuo adulto masculino) 9700 ± 250 (GX-0530); Schulze Cave 11,000-8000 AP (Edwards County, Texas, Estados Unidos, 1 individuo subadulto); Midland Texas (Estados Unidos 1 individuo adulto femenino) no se reportan fechas pero según Turner (1992) pertenece al horizonte Paleoindio; Ventana Cave (Arizona, Estados Unidos, 2 individuos un adulto masculino y un subadulto) restos asociados a fauna Pleistocénica; Del Mar, La Jolla (California, Estados Unidos, 2 individuos un adulto masculino y un subadulto) fechados series de uranio 11,000 AP y AMS 5400 ± 120 AP; Lecanto Island (Florida, Estados Unidos, 1 individuo adulto); no se reporta cronología ni contexto aunque el autor sugiere su estatus de Paleoindio; Melbourne (Florida, Estados Unidos, 1 individuo adulto masculino); Warm Mineral Springs (Florida, Estados Unidos, 1 individuo adulto) fechas 9870 ± 370 (W-1153) al 8520 ± 400 (W-1241); Savannah, Georgia, Estados Unidos (1 individuo adulto masculino); no se reporta cronología ni contexto aunque el autor sugiere su estatus de Paleoindio; Santa Maria de Astahuscan (México, 1 adulto femenino y dos adultos masculinos) no se reporta cronología ni contexto aunque el autor sugiere su estatus de Paleoindio; Valle de Tuhuacan (México, un subadulto, 1 individuo adulto masculino, 1 individuo adulto femenino) 8500-7000 AP; Tepexpan (México 1 adulto femenino) fechas 3000 AP aunque su asociación con restos de mamut puede sugerir una edad temprana; Cuchipuy (Chile, 2 individuos adultos masculinos, 1 subadulto) fechas 8070 ± 100 , no se reporta el código; Cuevas Cerro Sota y Pali Aike (Chile, 6 individuos de Cerro Sota 3 femeninos y 3 subadultos; Pali Aike 4 individuos 2 adultos 1 femenino y indeterminado; 1 juvenil y un subadulto) según Turner (1992) las fechas de ambos sitios son ca. 11,000 AP no obstante Neves et al (1999) reportaron una fecha de 7830 ± 60 (Beta-099066) para Pali Aike y L'Hereux y Amorosi (2010) reportaron tres fechas de 3380 ± 70 (OxA-2850); 3645 ± 65 (AA-7788) y 3755 ± 65 (AA-7789) para Cerro Sota; Lagoa Santa (Brasil, 19 individuos 4 masculinos, 8 femeninos y 7 sexo desconocido) Turner (1992) sugiere edades mayores a 8000 AP para la mayoría de

individuos lo cual coincide con las edades mencionadas arriba aunque resulta difícil relacionar la muestra dental con la craneofacial publicada por Neves y Hube (2005). A pesar que Turner constantemente indica que dichos restos pertenecen al horizonte Paleoindio algunos autores sugieren que de hecho varios de los individuos corresponden al Holoceno medio y tardío por lo que su validez en la explicación del poblamiento inicial del Nuevo Mundo se ve seriamente afectada (Powell, 1995, 1998). Así mismo como se mostró en la publicación original el autor no presenta ni la cronología ni el contexto arqueológico de varios de los restos analizados. Esta inconsistencia metodológica llama la atención ya que si bien en publicaciones pasadas y recientes los autores reconocen el problema no se corrige ni se intenta superar y se siguen asumiendo muchos de los individuos analizados por Turner como Paleoindios (Sutter, 2005; Stojanowski *et al.*, 2013). Dado que en Sudamérica los estudios dentales de grandes bloques de muestras ampliamente distribuidos en un sentido espacial son escasos se incluyeron 9 muestras del Holoceno medio y tardío (5000-3000 años ^{14}C AP) de Centro y Sudamérica estudiadas previamente por Turner. Las mismas fueron amablemente proporcionadas por el Dr. Turner al autor de esta disertación en 2010 como parte de un estudio en conjunto Delgado *et al* (2010) Las muestras son Panamá (N=36); Ecuador (N=116) y Brasil (N=25).

Aparte se incluyó una muestra muy interesante en términos cronológicos correspondiente al Holoceno temprano/ medio (ca. 8500-4300 AP) de la región oriental de Norte América analizados previamente por Powell (1995) en su disertación doctoral. La muestra está compuesta por nueve grupos correspondientes a varios sitios entre ellos Anderson (N=43: 21 F, 17 M, 5 I) rango de fechas 6495 ± 205 (GX-8365) a 7180 ± 230 (UCR-1941); Bird Island (N=43: 8 F, 20 M, 15 I) fecha 4570 ± 110 (Beta-27221); Black Earth (N=82: 29 F, 41 M, 12 I) rango de fechas 4860 ± 85 (UGa-2703) a 5905 ± 85 (UGa-2706); Eva (N=29: 14 F, 12 M, 3 I) fecha 7150 ± 500 (M-357); Gauthier (N= 15: 6 F, 3M, 6 I) fecha 4430 ± 170 (B-7859); Little Salt Spring (N=22: 8 F, 8 M, 6 I) rango de fechas 5220 ± 90 (Gak-3548) a 6360 ± 110 (Beta-17208); Modoc Main y West (N=34: 14 F, 11 M, 9 I) rango de fechas 4720 ± 300 (M-483) a 8030 ± 220 (ISGS-1299); Tick Island (N=151: 67 F, 43 M, 41 I) rango de fechas 5030 ± 20 (M-1270) a 5450 ± 300 (M-1264); Windover (N=154: 67 F, 43 M, 41) rango de fechas 6980 ± 90 (Beta-19319) a 8430 ± 100 (Beta-13909).

En un contexto geográfico más pertinente datos de 12 muestras de los Andes Sur Centrales (sur de Perú y Norte de Chile) también fueron adicionadas al presente estudio con el fin de incluir una mayor cantidad de muestras del subcontinente (Sutter y Mertz, 2004; Sutter, 2005, 2006). Las mismas son importantes en términos comparativos ya que incluyen datos de grupos del Holoceno medio y a su vez demuestran según algunos autores la presencia de grupos Sundadontes (sur este de Asia) en América (Powell, 1998; Powell y Neves, 1999; Sutter, 2005). Chiribaya Alta (N=185) rango de fechas *ca.* 950-500 AP (periodo intermedio tardío); San

Gerónimo (N=57) rango de fechas *ca.* 950-500 AP (periodo intermedio tardío); La Yaral (N=52) rango de fechas *ca.* 950-500 AP (periodo intermedio tardío); Ilo Precerámico - Kilómetro 4 y Yara- (N=16) rango de fechas *ca.* 5000-3000 AP (arcaico); Alto Ramírez -Azapa 14, 70 y 115 (N=72) rango de fechas *ca.* 3000-1200 AP (formativo); Azapa 140 (N=82) rango de fechas *ca.* 950-500 AP (periodo intermedio tardío); Azapa 6 (N=45) rango de fechas *ca.* 950-500 AP (periodo intermedio tardío); Azapa 71 (N=64) rango de fechas *ca.* 950-500 AP (periodo intermedio tardío); Azapa 8 (N=25) rango de fechas *ca.* 950-500 AP (periodo intermedio tardío); Playa Miller 4 (N=43) rango de fechas *ca.* 950-500 AP (periodo intermedio tardío); Playa Miller 7 (N=62) rango de fechas *ca.* 3000-1200 AP (formativo) y Chinchorro (N=84) rango de fechas *ca.* 3000-5000 AP (precerámico).

Tabla 6.3. Muestras empleadas en los análisis dentales continentales (rasgos no-métricos) por grupo, región y cronología.

Muestra	Región	Cronología años ¹⁴ C AP	Referencia
Panamá	Centro América	<i>ca.</i> 3000	Turner com. pers
Ecuador	Andes Centrales	<i>ca.</i> 2000	Turner com. pers
Perú	Andes Centrales	<i>ca.</i> 1000-2000	Este estudio*
Brasil	Oriente Sudamérica	<i>ca.</i> 3000	Turner com. pers
Bolivia	Andes sur-centrales	<i>ca.</i> 1000	Este estudio*
Chile	Andes sur-centrales	<i>ca.</i> 1000	Este estudio*
Argentina	Cono Sur	<i>ca.</i> 1000-500	Este estudio*
Paleoindios	Norte y Sudamérica	<i>ca.</i> 7000-11,000	Turner (1992)
Anderson	Norteamérica	6495 ± 205 – 7180 ± 230	Powell (1995)
Black Earth	Norteamérica	4860 ± 85 – 5905	Powell (1995)
Eva	Norteamérica	7150 ± 250	Powell (1995)
Gauthier	Norteamérica	4370 ± 170	Powell (1995)
Modoc	Norteamérica	7000 ± 179 – 8030 ± 220	Powell (1995)
Tick Island	Norteamérica	4450 ± 20 -5030 ± 300	Powell (1995)
Windover	Norteamérica	6980 ± 90 – 8430 ± 100	Powell (1995)
Costa	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Guane	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Lache	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Nariño	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Porce	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
HTM	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
HM	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
HTI	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Marin	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Soacha	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Bogotá	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Portalegre	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Coronado	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Estadio	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Cerrito	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Guacarí	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Santa Bárbara	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Malagana	Norte de los Andes	Tabla 6.1	Este estudio
Cono Sur Temp.	Sur de Sudamérica	<i>ca.</i> 3000-9000	Este estudio*
Chiribaya Alta	Andes sur-centrales	<i>ca.</i> 2000-350	Sutter (2005)
San Gerónimo	Andes sur-centrales	<i>ca.</i> 2000-350	Sutter (2005)
La Yaral	Andes sur-centrales	<i>ca.</i> 2000-350	Sutter (2005)
Ilo	Andes sur-centrales	<i>ca.</i> 5000-3000	Sutter (2005)
Alto Ramírez	Andes sur-centrales	<i>ca.</i> 3000	Sutter (2005)

Azapa-140	Andes sur-centrales	ca. 2000-350	Sutter (2005)
Azapa-6	Andes sur-centrales	ca. 2000-350	Sutter (2005)
Azapa-71	Andes sur-centrales	ca. 2000-350	Sutter (2005)
Azapa-8	Andes sur-centrales	ca. 2000-350	Sutter (2005)
Playa Miller 4	Andes sur-centrales	ca. 2000-350	Sutter (2005)
Playa Miller 7	Andes sur-centrales	ca. 3000-1000	Sutter (2005)
Chinchorro	Andes sur-centrales	ca. 5000-3000	Sutter (2005)

* Muestras analizadas en la división antropología del Museo de La Plata, República Argentina integrados por Pali Aike, Arroyo Seco, Cañadón Leona, Cerro Sota, Orejas de Burro, Chocorí, Fontezuelas, La Tigra y Mata Molle.

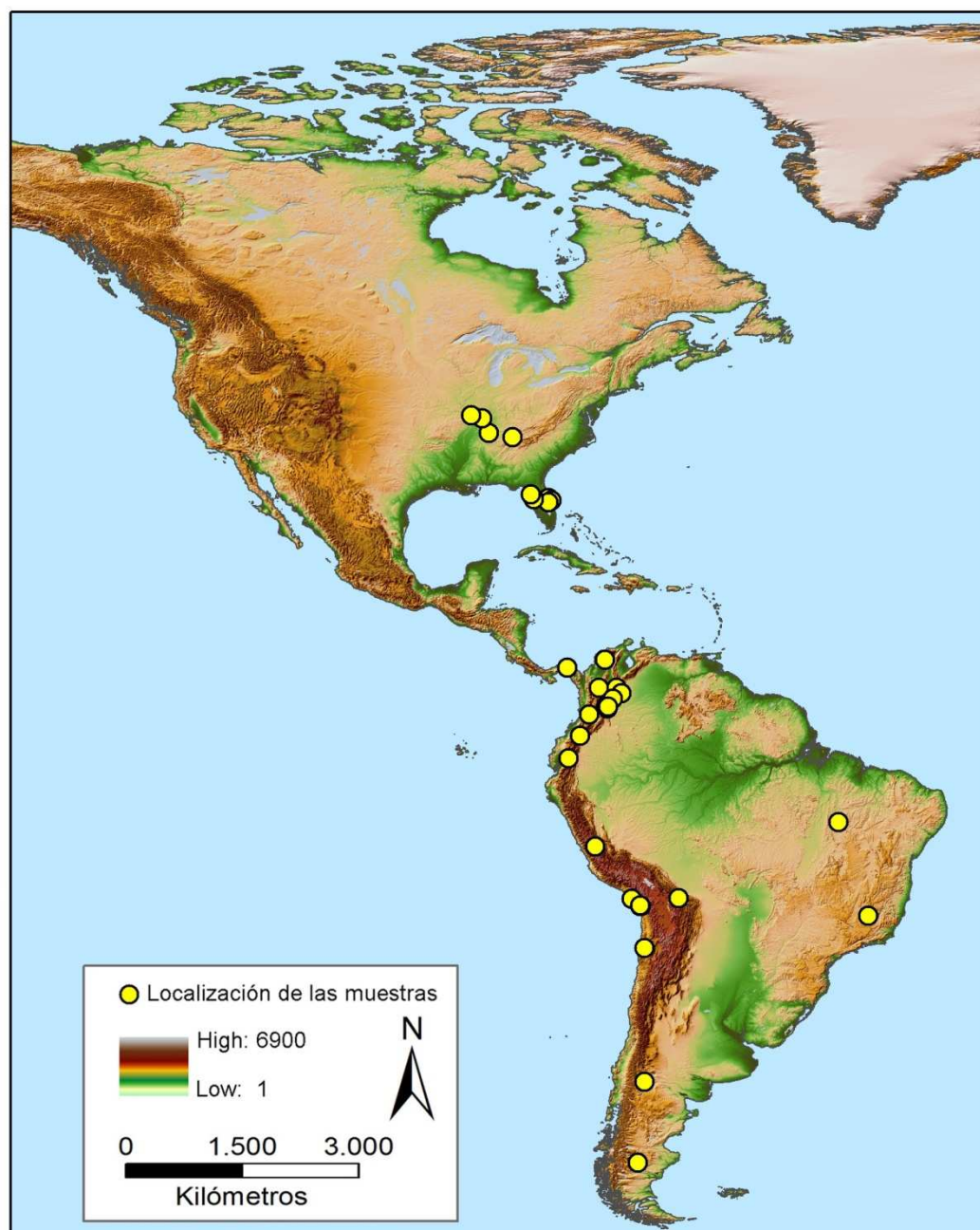


Figura 6.13. Mapa de la distribución geográfica de la muestra del rango 2000-11,000 años ^{14}C AP de América analizada en la presente disertación empleando rasgos dentales.

VII. MORFOLOGÍA CRANEOFACIAL (I): ANÁLISIS CRANEOMÉTRICOS A ESCALA REGIONAL

VII.1. Introducción

El cráneo es quizás la estructura ósea más compleja y diversa de muchas clases de organismos, especialmente en mamíferos. Dicha complejidad y diversidad se debe en parte al amplio rango de funciones que se llevan a cabo en él relacionadas con la visión, audición, alimentación, olfato así como con la protección y sostenimiento de la mayor parte del sistema nervioso central lo cual se relaciona con el número y diversidad de sus estructuras o módulos. Por lo tanto la interacción entre la relativa independencia de sus componentes y covariación generan gran parte de la complejidad y diversidad del fenotipo craneofacial (*i.e.* tamaño y forma). Esto permite abordar en su conjunto una amplia cantidad de aspectos ecológicos, evolutivos y del desarrollo que indican a su vez el fuerte substrato genético y su alta capacidad evolutiva (*evolvability*) (Lieberman, 2008, 2011). En ese sentido la diversidad y evolución de una gran cantidad de especies, en especial de primates, se ha abordado desde el estudio de la morfología craneofacial (Marroig y Cheverud, 2001). En antropología específicamente el cráneo humano ha sido objeto de estudios que incluyen anatomía y desarrollo, biomecánica y evolución (Lieberman, 2011). Igualmente debido a la dureza y densidad de sus estructuras el cráneo y los dientes presentan altos índices de preservación y están con relativa frecuencia presentes en contextos arqueológicos y paleoantropológicos. Por lo tanto la arquitectura craneofacial ha sido tradicionalmente empleada desde un punto de vista antropológico para abordar la historia evolutiva de los humanos modernos, sus ancestros y parientes primates no-humanos y en la actualidad continua jugando un papel preponderante en el estudio la diversidad y evolución humana.

Los patrones de diversidad craneofacial han sido ampliamente utilizados para reconstruir la historia y estructura poblacional de los humanos modernos, en relación a un ancestro común, en diferentes contextos espaciales y temporales (Howells, 1973, Relethford y Harpending, 1994, Lahr, 1996; Manica *et al.*, 2007; Weaver *et al.*, 2007). Puntualmente, han jugado un papel relevante en la discusión del poblamiento inicial del Nuevo Mundo (Neves y Pucciarelli, 1991; Steele y Powel, 2002; Powel y Neves, 1999; Owsley y Jantz, 2001; González-José, 2003, González-José *et al.*, 2001, 2003, 2005a; Sardi *et al.*, 2005; Pucciarelli *et al.*, 2003, 2008, 2010; Neves *et al.*, 2003, Neves y Hube, 2005; Hube *et al.*, 2010, 2011; Delgado, 2012b). Una suposición implícita en estas investigaciones es que el cráneo en su totalidad refleja de manera confiable la historia filogenética y poblacional más que adaptaciones a determinados factores ecológicos (temperatura, humedad, dieta, ect). En este contexto varios autores evaluaron la relación entre diferentes factores ambientales y la morfología craneofacial como factores

causales de su diversificación. Así la hipótesis a evaluar fue si el cráneo efectivamente posee una señal filogenética fuerte y por lo tanto útil para reconstruir la historia poblacional o alternativamente refleja principalmente adaptaciones a ambientes similares. Inicialmente, esto se abordó desde dos perspectivas una descriptiva donde se comparó la variación craneométrica (v.g. índices) con diferentes variables ambientales (*i.e.* temperatura, humedad, etc) (Beals, 1972; Koertvelyessy, 1972; Steegmann Jr, 1972; Beals et al., 1984) y otra explicativa donde se comparó la forma de las relaciones evolutivas entre grupos a partir de la variación genética (grupos sanguíneos) y morfológica (antropométrica/craneométrica) donde las discrepancias surgidas fueron atribuidas a la acción de adaptaciones de corto plazo a ambientes locales (Gugliemino-Matessi *et al.*, 1979).

Posteriormente, con la aplicación de métodos provenientes de la teoría genética poblacional a la variación craneométrica a nivel global, algunos autores estudiaron la cantidad y distribución de la diversidad en grupos humanos modernos y el nivel de concordancia entre la variación craneofacial y genética neutral (Relethford y Lee, 1982; Relethford, 1994; Relethford y Harpending, 1994). Entre otras cosas estos resultados mostraron que la diversidad craneométrica es muy alta al interior de poblaciones locales (81%), baja a nivel intergrupala (13%) y muy baja entre grandes regiones (6%) y que hay una gran correspondencia entre la variación genética neutral y la diversidad craneométrica. Esto tiene implicaciones directas para contrastar la hipótesis arriba mencionada ya que si la variación craneofacial se corresponde bien con la variación genética neutral sugiere que un balance entre flujo génico y deriva (y no la selección natural) dirigió gran parte de la evolución morfológica craneofacial en *Homo sapiens*. Estos estudios también dejaron por sentado que si bien la variación craneométrica puede haber sido afectada por la selección y plasticidad produciendo diferencias en tamaño relacionadas con la latitud (Gugliemino-Matessi *et al.*, 1979; Beals *et al.*, 1984), también es probable que dichas discrepancias se relacionen con diferencias en el tamaño poblacional y la acción de la deriva a través de las diferentes regiones geográficas (Relethford, 1994; Relethford y Harpending, 1994).

Recientemente, una amplia cantidad de autores abordaron esta misma problemática pero desde diseños metodológicos más sofisticados, con mayor número de muestras poblacionales y desde diferentes tipos de variables tanto lineales (Relethford, 2010; González-José *et al.*, 2004; Roseman, 2004; Weaver *et al.*, 2007; von Cramon-Taubadel y Lycett, 2008; Betti *et al.*, 2009; 2010; Hubbe *et al.*, 2009; de Azevedo *et al.*, 2012) como morfogeométricas (Harvati y Weaver, 2006ab; Lieberman, 2008, 2011; Smith, 2011; von Cramon-Taubadel, 2009, 2014; von Cramon-Taubadel y Weaver, 2009; Perez y Monteiro, 2009; Martínez-Abadías *et al.*, 2012, de Azevedo, 2013; Guo *et al.*, 2014). Ambos enfoques metodológicos tienden a mostrar, en términos generales, los mismos resultados esto es que la morfología craneofacial es un buen indicador de la estructura e historia poblacional en humanos modernos y dada la naturaleza integrada y

modular del cráneo hay diferentes componentes (cara, bóveda y base, e incluso huesos individuales v.g. temporal) que presentan distintas cantidades de varianza genética aditiva haciéndolas mejores (o peores) informadoras de la historia demográfica poblacional. Desviaciones del modelo de evolución neutral son atribuidas a modificaciones estructurales ocurridas en poblaciones que habitan escenarios ambientales con climas extremos los cuales promovieron parte de dichas modificaciones. Estas conclusiones están basadas en el hecho de que la distribución de la diversidad craneométrica, entendida como variación promedio, se comporta muy diferente a otros rasgos fenotípicos para los cuales se sabe que hay un gran efecto de la selección (v.g. color de la piel) y muy similar a la variación obtenida a través de marcadores genéticos clásicos y polimorfismos del ADN donde la selección aparentemente no ha jugado un papel importante (Relethford, 2002, 2004).

En forma contraria algunos estudios reconocieron un papel mucho más activo de la selección en la distribución y evolución de la diversidad craneométrica donde una vez controlados los efectos de la historia/estructura poblacional compartida, o en otros casos del aislamiento por distancia como *proxy* de distancia genética, se mantiene la correlación entre morfología craneofacial y variables climáticas (Roseman, 2004; Relethford, 2010). Esto indica que la evolución de la morfología craneofacial en humanos modernos es inconsistente con un modelo exclusivamente estocástico y que en diferentes contextos espaciales la acción de la selección sobre algunos aspectos del tamaño y forma ha producido modificaciones estructurales del cráneo (i.e. adaptación) dando apoyo a algunas hipótesis previas (v.g. termorregulación de la respiración) (Roseman, 2004; Roseman y Weaver, 2004, 2007; Weaver *et al.*, 2007; Hubbe *et al.*, 2009; Strauss y Hubbe, 2010). Otros autores evaluaron la evolución no-estocástica de la morfología craneofacial empleando enfoques *model bound* (prueba de Lande, índices de divergencia Δ , etc.) y *model free* (autocorrelación y regresión espacial) (de Azevedo *et al.*, 2012; de Azevedo, 2013; Perez y Monteiro, 2009; Perez *et al.*, 2009, 2011; Lieberman, 2011; Martinez-Abadías *et al.*, 2012), y sugirieron que en el curso de la evolución craneofacial humana un balance entre los diferentes módulos y su correlación/covariación (i.e. integración) potenció la capacidad evolutiva (*evolvability*) craneal donde transformaciones en unas estructuras facilitaron modificaciones en otras generando así una respuesta conjunta donde la selección es el principal factor diversificador. Otras cuestiones interesantes que emergieron son 1) hay información redundante en el cráneo respecto a la historia/estructura poblacional por lo que es posible estudiar regiones individuales sin perder información, 2) las asociaciones revelaron que solo una parte de la variación morfológica puede ser explicada en términos de diferencias genéticas neutrales; 3) la forma del cráneo y no los patrones de integración es informadora de la historia poblacional; 4) existe una tendencia clinal general en la morfología facial humana

probablemente modelada por la selección (Harvati y Weaver, 2006ab; Smith, 2009, 2012; von Cramon-Tabaudel, 2009; Noback y Harvati, 2015).

Un aspecto al cual se ha puesto poca atención es la validez de utilizar diferentes variantes genéticas para inferir procesos evolutivos en el fenotipo. Es decir, si bien la evolución morfológica y genética no son dos entidades separadas los patrones emergidos desde el genotipo y el fenotipo suelen ser diferentes y apoyan la idea de que la variación biológica humana es discordante entre distintos tipos de rasgos. Esto permite cuestionar el verdadero alcance y/o limitación de las comparaciones que sustentan evolución neutral del fenotipo craneofacial sobre una base genética. Al final la lógica del argumento respecto a la distribución de la diversidad sería si se parecen son (o deben ser) iguales por lo tanto los mismos principios de neutralidad en variantes genéticas pueden aplicarse al fenotipo craneofacial.

Así teniendo en cuenta la síntesis presentada es posible indicar que la morfología craneofacial relativamente refleja aspectos de la historia y estructura poblacional dado que su variación se fija con un modelo de evolución neutral y ha sido dirigida mayoritariamente por procesos estocásticos (*i.e.* deriva). Aún así la selección natural parece ser responsable de una parte importante de la diversidad reflejada en adaptaciones a contextos geográficos de baja temperatura (y probablemente de alta temperatura y aridez) y diferentes tipos de dieta. Igualmente otros factores como la deformación artificial y el dimorfismo pueden ser minimizados, entonces la conclusión más lógica es que la morfología craneofacial es útil para establecer relaciones evolutivas entre grupos a diferentes escalas espaciales y temporales. No obstante dos aspectos importantes necesitan atención: por un lado resulta obvio que nuevas comparaciones de corte genético-poblacional más apropiadas al fenotipo deben llevarse a cabo ya que la hipótesis de neutralidad estimada a partir de loci genéticos cuya variación y heredabilidad es distinta al fenotipo craneofacial pudo llevar a conclusiones erróneas¹ y por el otro es necesario clarificar los objetivos o biproductos de la selección/plasticidad y sus tipos implicados en la desviación de neutralidad (direccional, estabilizadora, disruptiva o incluso de tipo sexual). Llama la atención que para una amplia serie de modificaciones a nivel craneodental en otros homínidos las hipótesis selectivas han predominado en los escenarios evolutivos (ver Gunz *et al.*, 2009; Lieberman, 2008, 2011; Martínez-Abadías *et al.*, 2012) indicando que para los humanos modernos es plausible que la selección natural haya jugado un papel aún más importante que el reconocido actualmente (Noback *et al.*, 2011). Solo con un mejor entendimiento del modo y tiempo de la evolución craneofacial en humanos modernos

¹ Recientemente Betti *et al.* (2013) evaluaron hipótesis de evolución neutral para la pelvis empleando tanto la distancia fuera de África como la morfología craneofacial. Esta comparación más pertinente entre diferentes fenotipos da mayor peso a la hipótesis de neutralidad.

podremos interpretar correctamente aspectos de la historia y estructura poblacional. Lo arriba mencionado indica que la morfología craneofacial varía de formas complejas, esto es en respuesta a varias presiones selectivas, mutación, plasticidad, distintos tipos de restricciones, flujo génico y deriva, por lo que es necesario abordar holísticamente su estudio con el objetivo de identificar las posibles señales de evolución y requiere un enfoque que va en contra de interpretaciones simplistas y unidireccionales sobre las causas de su diversidad.

VII.2. Materiales y Métodos

Para las variables craneométricas a nivel regional se emplearon 504 individuos adultos de ambos sexos pertenecientes a 20 muestras procedentes de diferentes sitios arqueológicos (Tabla 6.1, Figura 6.1). La muestra total se dividió por período, según su cronología como se indicó en el capítulo VI. En la presente disertación se empleó un subconjunto de medidas craneométricas ($n=32$ Tabla 7.1) de acuerdo con la metodología desarrollada por R. Martin y K Saller (1957) y W.W. Howells (1973, 1989). Así sobre la base de varios puntos anatómicos (*landmarks*) estandarizados se tomaron diferentes medidas referentes al largo, ancho y altura tanto del cráneo como de diferentes componentes anatómicos. Las medidas fueron tomadas con un grupo de calibradores de alta precisión tanto de rama recta como curva de fabricación Suiza *SilberHegner* con un error de 0.05 mm. Previo al registro de las variables se llevó a cabo la estimación del sexo, la determinación de la edad de muerte y del tipo y grado de la deformación craneal artificial. Para la estimación del sexo se tuvieron en cuenta algunas características morfoscópias del cráneo y la pelvis descritas por White y Flockens (2005). Así el sexo se clasificó en tres categorías principales: masculino, femenino e indeterminado. Un análisis de funciones discriminantes empleando medidas craneométricas estandarizadas (ver más adelante) se llevó a cabo para asignar a los individuos indeterminados a alguna de las dos categorías. Para la estimación de la edad se tomaron en cuenta diversos indicadores craneales y dentales como el grado de la obliteración de las suturas y patrones de desgaste dental (Buikstra y Ubelaker, 1994; Scott, 1979ab; Smith, 1984). En algunos casos cuando se trató de individuos adultos jóvenes la erupción del tercer molar fue tomada en cuenta como criterio de estimación de edad. Los individuos fueron agrupados bajo tres categorías de edad: adulto joven (20-34 años); adulto medio (35-49 años) y adulto mayor (más de 50 años) siguiendo a White y Flockens (2005). Finalmente para la evaluación del tipo de deformación artificial del cráneo se tuvo en cuenta la clasificación desarrollada por Torres-Rouff (2007) la cual consiste básicamente en dos tipos tabular erecto u oblicuo y circular erecta u oblicua. A pesar que otros autores (v.g. Boada, 1995; Rodríguez Cuenca, 2001) han reconocido más tipos de deformación en las mismas series aquí investigadas vale la pena mencionar que la metodología de Torres-Rouff es simple y acorde con los tipos básicos de deformación Norandinos y permitió una buena caracterización útil para los fines de la presente investigación (básicamente descartar su influencia).

Tabla 7.1 Medidas craneométricas según Howells (1973) analizadas en la presente investigación incluyendo código y región craneal a la cual pertenecen.

Medida	Código	Región
Longitud Glabelo-occipital	GOL	Neurocráneo
Longitud Nasio-occipital	NOL	Neurocráneo
Longitud Basion-nasion	BNL	Basicráneo/Facial
Altura Basion-bregma	BBH	Neurocráneo/ Basicráneo
Ancho Máximo craneal	XCB	Neurocráneo
Ancho Máximo frontal	XFB	Neurocráneo
Ancho Bizygomatico	ZYB	Facial
Ancho Biauricular	AUB	Basicráneo
Ancho Mínimo craneal	WCB	Neurocráneo
Ancho Biasterionico	ASB	Basicráneo
Longitud Basion-prosthion	BPL	Basicráneo
Altura Nasion-prosthion	NPH	Facial/ Basicráneo
Altura Nasal	NLH	Facial
Ancho Nasal	NLB	Facial
Ancho Palatino	MAB	Facial
Altura del Mastoides	MDH	Basicráneo
Ancho del Mastoides	MDB	Basicráneo
Altura de la Orbita	OBH	Facial
Ancho de la Orbital	OBB	Facial
Ancho Interorbital	DKB	Facial
Ancho Bimaxillar	ZMB	Facial
Ancho Bifrontal	FMB	Facial
Ancho Biorbital	EKB	Facial
Cuerda Nasion-bregma	FRC	Neurocráneo
Cuerda Bregma-lambda	PAC	Neurocráneo
Cuerda Lambda-opisthion	OCC	Neurocráneo/ Basicráneo
Ancho Mínimo frontal	M9/WFB	Neurocráneo
Altura de la mejilla	WMH	Facial
Ancho Bijugal	JUB	Facial
Longitud Máxima del Malar	XML	Facial
Longitud Foramen magnum	FOL	Basicráneo
Ancho Foramen magnum	FOB	Basicráneo

VII.3. Análisis preliminares

Inicialmente se aplicaron una serie de procedimientos para controlar posibles sesgos que pueden afectar los resultados y por ende su interpretación. Entre ellos están la detección de valores extremos, valores perdidos, distribución normal, homoscedasticidad, estandarización del tamaño craneal y error de observación así como el los efecto de la deformación craneal artificial y el dimorfismo sexual sobre la variación craneométrica. La detección de valores extremos se llevó a cabo sobre la base del cálculo de la mediana, el rango intercuantil y el coeficiente de valor atípico (*outlier*) establecido aquí en 1.5 o una y media veces la amplitud del rango intercuantil. Se evaluó la presencia de valores perdidos en los conjuntos de datos y se empleó un método de imputación múltiple y de aumento de datos para completar las matrices. Previo a la imputación se calculó el porcentaje de valores perdidos de cada variable por sexo (si la muestra lo permitió)

y por muestra y al sumar el porcentaje de cada variable se obtuvo el porcentaje sumado para cada muestra. Posteriormente el conjunto de datos se depuró eliminando los casos que contaban con un número alto de valores perdidos, aquellas variables que presentaran más del 40% de valores perdidos y agrupando muestras con un $N \leq 15$. En un conjunto de datos dado existen valores que no pueden ser medidos debido a múltiples factores (valores perdidos cuya ocurrencia debe ser estocástica) lo cual conlleva a matrices de datos incompletas que representan un problema para los análisis multivariados especialmente cuando se trabaja con material fragmentado y de diferente cronología usualmente de reducido tamaño como en el presente caso. Existen diferentes estrategias para tratar con este problema cada una con sus propias virtudes y desventajas entre ellas: a) eliminación tanto de las variables como de los casos que presentan un porcentaje alto de casos perdidos lo cual conlleva a la pérdida de información, reducción del tamaño de la muestra y reducción de la varianza (Hair *et al.*, 1999; Howell, 2012; b) reemplazo de valores perdidos por la media de la variable en cuestión lo cual tiende a incrementar o reducir la varianza y distorsionar la distribución real de los datos debido a la sensibilidad de la media a los valores atípicos (Howell, 2012); c) completar datos perdidos empleando un método de imputación a través de análisis de regresión múltiple en donde la recta de la regresión expresa una buena predicción de una variable dependiente (A) dadas las variables independientes (B,C,D...). Este procedimiento a pesar de ser más robusto que los anteriores puede inducir a errores (exagera el nivel de correlación entre variables) si los valores predichos se basan en pocos casos observados (Graham *et al.*, 2003; Howell, 2012). Todos estos inconvenientes son aparentemente superados por otro método denominado imputación múltiple (IM) el cual emplea una simulación robusta de datos a partir de los valores observados para reemplazar los perdidos explotando la relación existente entre los valores observados y los ausentes (Rubin, 1987). Específicamente la IM es una técnica en la cual cada valor perdido es reemplazado por $1 > m$ valores simulados. Después que se crean múltiples imputaciones entonces m versiones posibles de datos existen, cada uno de los cuales puede ser analizado por medio de métodos de completación de datos estándar. Los resultados de los m análisis son entonces combinados en un solo conjunto que incluye la incertidumbre de los datos perdidos (Schafer, 1997). Estas propiedades hacen que la IM no requiera conjuntos de datos distribuidos normalmente y además que sobre un conjunto pequeño de observaciones pueda generar muchos valores simulados lo cual está relacionado con la cantidad de datos faltantes es decir a mayor número de datos perdidos mayor número de imputaciones. En el presente estudio se empleó la IM para generar valores simulados según los observados a través del programa NORM 2.03 (Schafer, 1997, 1999) en donde a partir de un algoritmo EM (*expectation-maximization algorithm*) se estiman medias, varianzas y covarianzas de los datos a través de los cuales se estiman valores perdidos. No obstante dado que nuevas medias, varianzas y covarianzas se generan cuando incluimos los nuevos valores que reemplazan a los perdidos otras nuevas

estimaciones de valores perdidos se generan. Con un tamaño de muestra razonable este proceso debería converger en un conjunto de estimaciones estable mucho menor a 1000. Aparte se comprobó el carácter normal de las distribuciones empleando la prueba de W de Shapiro-Wilk ($p > 0,05$) y se evaluó la homogeneidad de la varianza por grupos a través de las pruebas de Levene ($p > 0,05$). Respecto al tamaño a pesar que múltiples estrategias para “aislar” su efecto y lograr comparaciones de formas isométricas han sido propuestas (Jungers *et al.*, 1995) en el presente estudio se emplearon radios de forma de Mosimann (*sensu* Darroch y Mosimann, 1985) los cuales permiten una corrección de tamaño isométrico en donde cada medida lineal de cada espécimen (A) es dividida por la media geométrica (MG considerada aquí una medida de tamaño geométrico) de todas las medidas para dicho espécimen y después de dicha corrección los valores resultantes (B) representan algún aspecto de la forma ($B=A/MG$) (Darroch y Mosimann, 1985; Jungers *et al.*, 1995). El método de la MG para corrección de tamaño es isométrico e iguala el tamaño de los especímenes mientras mantiene su forma, no obstante no da cuenta de las diferencias en forma que están correlacionadas con tamaño (Gilber y Rossie, 2007). Por ello siguiendo a Gilbert y Rossie (2007) una estrategia adicional fue determinar que caracteres continúan influenciados por la alometría una vez estandarizados. Para ello se calcularon correlaciones (r de Pearson) entre cada variable de forma isométrica ajustada por tamaño de cada espécimen y la media geométrica de todas las medidas craneofaciales para ese espécimen. Este enfoque tiene la ventaja de proporcionar más puntos de datos para detectar significación en las correlaciones, en especial en análisis de relaciones evolutivas que incluyan un número pequeño de individuos por grupo.

Para evaluar el efecto de la deformación y el sexo sobre la variación craneométrica se realizó una prueba ANOVA para detectar estadísticamente que variables se ven afectadas por la deformación y el dimorfismo sexual. En el caso de la deformación dos estrategias comúnmente son empleadas para minimizar sus efectos una eliminando de los análisis las variables deformadas y otra eliminando a los individuos con deformación. Este procedimiento no afectaría a los grupos pre 3000 años ^{14}C AP ya que en el Noroccidente de Sudamérica la práctica de la deformación se observa casi exclusivamente durante el Holoceno tardío final. No obstante sí afecta a los grupos tardíos ya que un alto porcentaje del total de los individuos (40% 201/504) presentó un tipo de deformación. Por lo tanto la eliminación de los individuos en el presente caso no es una opción viable. La eliminación de las variables más afectadas por la deformación también representa problemas ya que dada la naturaleza modular e integrada del cráneo no solo las variables de la bóveda se ven afectadas sino otras de la base y la cara por lo que un gran número deberían eliminarse y múltiples comparaciones estadísticas se verían afectadas por la pérdida de grados de libertad (resultados no mostrados). En el caso del dimorfismo sexual dado que muchas de las variables sexualmente dimórficas se relacionan con

el tamaño su efecto puede minimizarse estandarizando el tamaño empleando radios de forma de Mosimann (Ackerman, 1998). Aún así existen variables que una vez estandarizadas siguen siendo dimórficas (variación relacionada con la forma). Otras estrategias de estandarización sugeridas por otros autores como el uso de los valores Z (*Z-scores*) (Relethford, 1994; Roseman, 2004) y/o corregir por la media de los grupos femeninos (Ackerman y Cheverud, 2002) también presentan inconvenientes dado que no corrigen eficazmente la variación craneométrica relacionada con el sexo o bien minimizan la varianza de la muestra. Una estrategia adicional consiste en estudiar en forma independiente los dos sexos no obstante en el presente caso esto sugiere tamaños muestrales totalmente inadecuados para varios tipos de análisis estadísticos. En resumen puede decirse que las estrategias mencionadas arriba para minimizar el efecto del tamaño, la deformación artificial y el dimorfismo sexual no producen resultados óptimos. Así se concluyó que es necesario implementar otro tipo de procedimiento que permita controlar los efectos mencionados de forma más eficiente. Teniendo en cuenta esto se usaron valores residuales derivados de modelos lineales generalizados (MLG-MANOVA). Esto también permitió controlar algunos supuestos incluyendo el de interacción e incrementar los grados de libertad para evaluar las afinidades entre grupos. Las variables craneométricas se usaron como dependientes, el sexo (M-F) y la deformación (Def-NoDef)² como predictores categóricos y la media geométrica (un estimador de tamaño) como predictor continuo. Los valores residuales resultantes fueron usados en los análisis de afinidad poblacional a nivel multivariado. Finalmente, el error intraobservador se evaluó estadísticamente mediante una prueba de *t-student* entre las medias de las 32 variables crudas analizadas en dos sesiones de medición separadas por dos semanas (junio de 2009) en una serie craneal Muisca (Marin). Asimismo se usó una prueba ANOVA para tener una idea del nivel de diferenciación entre ambas sesiones. El ajuste de corrección logrado en el presente trabajo con relación al tamaño, dimorfismo y deformación se ejemplifica en las figuras 7,1 y 7,2 donde se compara el nivel de diferenciación entre individuos deformados/no-deformados y masculinos/femeninos cuando se emplean variables crudas, radios de Mosimann y los residuos empleando un análisis de componentes principales. Este enfoque claramente muestra que la utilización de los residuos logra el mejor ajuste medido aquí como la mínima diferenciación entre individuos deformados/no-deformados y masculinos/femeninos una vez se “aislaron” los efectos del tamaño, dimorfismos y deformación.

² A pesar que se registraron varios tipos de deformación craneal, en los análisis desarrollados para reducir su influencia sobre la variación craneométrica solo se tuvo en cuenta su presencia o ausencia ya que la incorporación de los tipos produjo submuestras muy desbalanceadas en cuanto a tamaño que son difíciles de tratar en los modelos lineales generalizados.

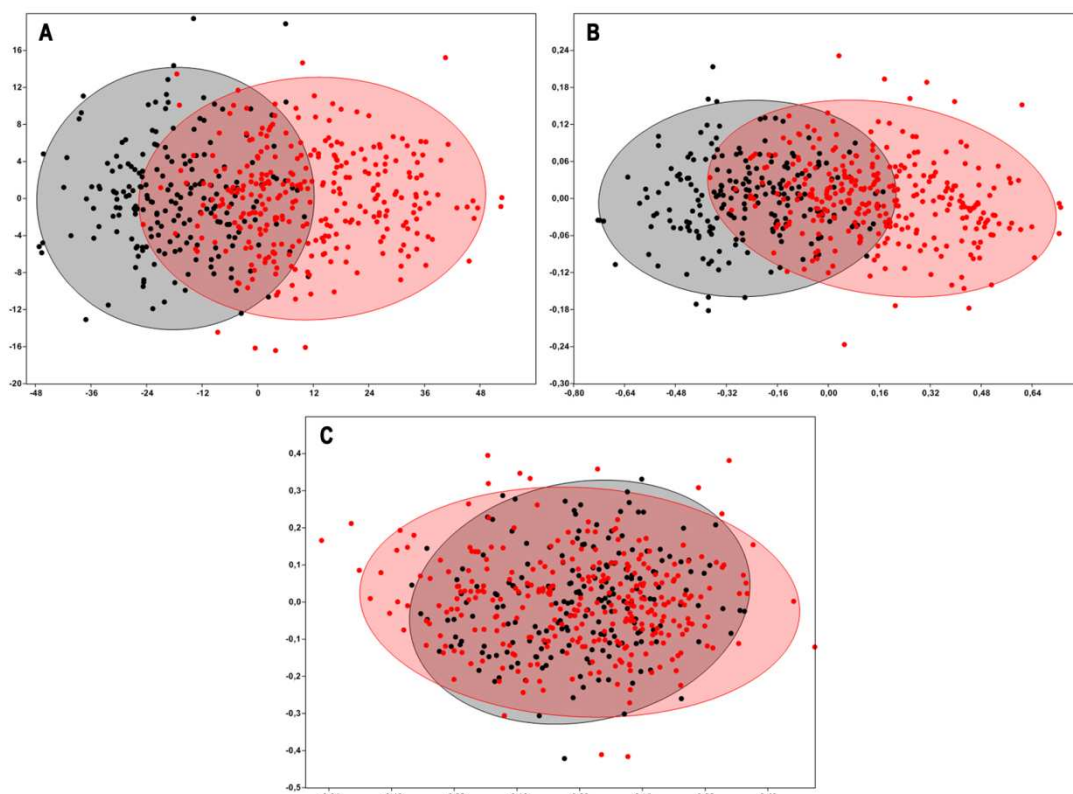


Figura 7.1. ACP (eje-x CP1, eje-y CP2) entre individuos deformados (círculos negros) y no deformados (círculos rojos) según A variables crudas, B radios de Mosimann y C residuos multivariados. Las elipses de confianza representan el 95% de probabilidad.

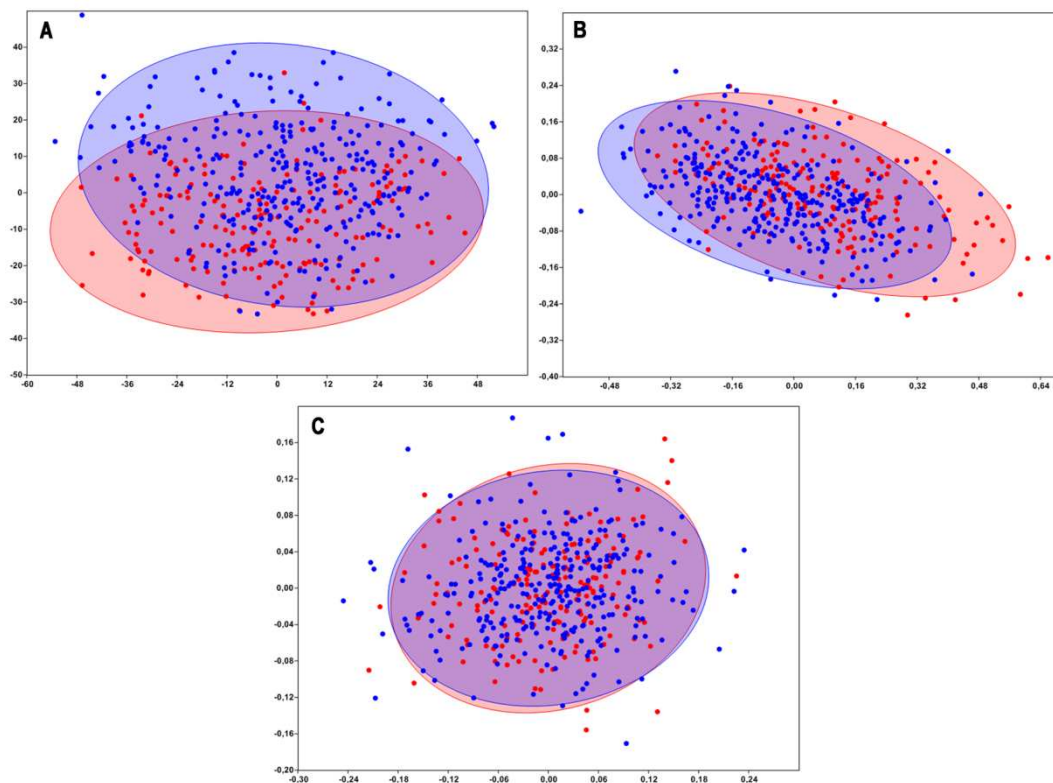


Figura 7.2. ACP (eje-x CP1, eje-y CP2) entre individuos masculinos (círculos azules) y femeninos (círculos rojos) según A variables crudas, B radios de Mosimann y C residuos multivariados. Las elipses de confianza representan el 95% de probabilidad.

VII.4 Métodos

Diferentes tipos de métodos fueron empleados para evaluar las hipótesis mencionadas en la sección 1 desde la variación craneométrica empleando dos enfoques *model free* y *model bound* ambos necesarios y útiles para los fines de esta investigación aunque con ciertas restricciones. De acuerdo con Relethford y Lees (1982:117) existen dos enfoques básicos cuando se incorporan datos cuantitativos para estudiar la historia/estructura poblacional uno denominado *model free* y otro *model bound*. Esta clasificación se relaciona con los dos enfoques complementarios que Harpending y Jenkins (1973:177) propusieron desde una perspectiva genético-poblacional en referencia a la historia poblacional definida como el estudio del grado de similitud entre grupos donde similitud puede implicar ascendencia común o flujo génico y estructura poblacional que hace referencia al estudio de los efectos de la migración interna, composición de grupo, prácticas de apareamiento, y otros factores sobre el patrón y magnitud de la deriva génica dentro de un área. Así en el primero se aplican de forma indirecta modelos de estructura poblacional en la valoración de diferencias biológicas entre muestras poblacionales en donde medidas de similitud/disimilitud biológica son empleadas para valorar relaciones fenotípicas y/o evolutivas las cuales descansan en interpretaciones post-hoc. Los patrones de variación generalmente a nivel intergrupar son investigados usando técnicas de correlación y comparación para evaluar el grado general de relaciones pero no su forma exacta. Por lo tanto los resultados son interpretados tomando en cuenta modelos de estructura poblacional pero sin estimar parámetros emergentes de esos modelos. Por otro lado el enfoque *model bound* implica la incorporación directa de medidas de similitud poblacional al interior de modelos de estructura poblacional. Estos métodos descansan en una amplia serie de supuestos incluyendo: proporcionalidad de la varianza fenotípica y genotípica donde la primera puede ser empleada para estimar la última cuando se emplean rasgos poligénicos (como las variantes fenotípicas estudiadas en esta disertación); los factores no-genéticos (*i.e.* ambientales) son asumidos como poco influyentes tanto porque son inexistentes como porque se distribuyen al azar a nivel espacial; el tamaño poblacional efectivo es conocido o puede llegar a ser estimado para todos los grupos; todos los grupos son contemporáneos y potencialmente pueden intercambiar genes a través de flujo génico de corta distancia, entre otros. Por lo tanto este último enfoque es restrictivo y dependiente de parámetros que usualmente son difíciles de estimar sobre todo cuando se investigan muestras de antigüedad relativa como en el presente caso (ver Powell y Neves, 1999 sobre el uso del enfoque *model bound* en muestras tempranas).

VII.4.1. Enfoque *model free*

Diferentes técnicas multivariadas fueron empleadas entre ellas análisis de componentes principales (ACP), análisis de funciones discriminantes (canónico-AFD), distancia generalizada

D^2 de Mahalanobis, análisis de la varianza multivariada (MANOVA), correlación de matrices, matrices diseñadas y mapas de interpolación. Se emplearon un amplio rango de programas de análisis de datos entre ellos paquetes comunes como Statistica statsoft 7.0; Systat 13, Past 3.01, PASSaGE 2, ArcGIS 9.0 y en otros casos se emplearon el lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2014). Dado que muchos de estos métodos son comúnmente empleados en morfometría aquí solo serán descriptos superficialmente excepto en aquellos casos donde sea necesario explicar alguno en detalle debido a cierta particularidad. Un ACP es una técnica factorial comúnmente empleada para reducir datos la cual usa una matriz de varianza-covarianza (aunque también de correlación) para evaluar relaciones entre muestras y variables en donde no hay una suposición a priori de la pertinencia geográfica de las primeras (van Vark y Schaafsma, 1992; Powell y Neves, 1999). La estructura de la varianza de la muestra total es convertida a una serie de vectores ortogonales (los componentes principales) que resumen la variación en este caso de la forma craneofacial (Pietrusewsky, 2008). Las observaciones individuales pueden ser agrupadas tomando los scores de sus componentes principales como una forma de describir sus relaciones morfológicas multivariadas. Las muestras e individuos que comparten el espacio multivariado en los gráficos de dispersión poseen alguna similitud morfológica y son considerados fenotípicamente similares (Powell y Neves, 1999). En forma complementaria al ACP se usó un análisis de funciones discriminantes o de variables canónicas cuyo objetivo principal es maximizar las diferencias entre dos o más grupos (Pietrusewsky, 2008). En general dos o más variables canónicas se ponderan y se combinan, linealmente, de manera tal que las intercorrelaciones de las variables son consideradas y el radio de la varianza inter/intragrupal se maximiza, así las nuevas variables transformadas son conocidas como funciones discriminantes o variables canónicas y poseen la propiedad de ser ortogonales (no correlacionadas) cuyo número total es 1-n la cantidad de grupos o de variables incluidas donde la primera da cuenta de la mayor cantidad de varianza y así sucesivamente. Dado que cada individuo es clasificado en uno de los grupos originales basándose en múltiples scores discriminantes la probabilidad de la pertenencia de cada individuo a un grupo determinado puede ser evaluada con las probabilidades típicas (las cuales asumen que los especímenes desconocidos pertenecen a alguno de los grupos incluidos en la función) y/o probabilidades posteriores (evalúan que tan probable es que individuo desconocido pertenezca a uno o ninguno de los grupos basándose en la variabilidad promedio de todos los grupos incluidos en el análisis) (Pietrusewsky, 2008). En la presente investigación también se empleó la distancia generalizada D^2 de Mahalanobis que como cualquier medida de distancia permite obtener una simplificación de las relaciones y/o divergencias entre muestras poblacionales basada en rasgos cuantitativos y se expresa de la siguiente manera:

$$D_{ij}^2 = (x_i - x_j)' P_w^{-1} (x_i - x_j)$$

donde x_i es un vector de medias de t medidas lineales para la muestra i , x_j es un vector de medias de t medidas lineales para la muestra j , y P_w^{-1} es la inversa de la matriz de covarianza fenotípica intragrupal agrupada para las t medidas lineales (Mahalanobis, 1936 en Powell y Neves, 1999). Dado que las comparaciones incluyen muestras de diferente tamaño algunas de las cuales poseen un N pequeño inclusive menor que el número de variables analizadas ($N=32$) es necesario llevar a cabo alguna corrección en la estimación de D^2 . Para ello se usó un enfoque propuesto por van Vark (1984) para calcular un estimador no sesgado de D^2 entre cada par de distancias denominado Δ^2 el cual se calcula de la siguiente manera:

$$\Delta^2 = \frac{n - k - p - 1}{n - k} \bullet D^2 - \frac{n_A + n_B}{n_A \bullet n_B} \bullet p$$

donde n es $\sum_{g=1}^k h_g$ (el tamaño total de la muestra), k es el total de las muestras comparadas, p el número de variables y n_A y n_B son los tamaños de las muestras cuyos valores D^2 fueron calculados (van Vark et al., 1992; D'Amore et al., 2009; Ramírez Rossi y Sardi, 2010).

La asociación entre la diversidad morfológica craneofacial (tamaño MG y forma componentes principales) y la variación espacial se exploró empleando métodos de autocorrelación espacial usando autocorrelogramas y el estadístico de correlación I de Moran (Barbugani, 2000). Las distancias geográficas en km se obtuvieron calculando las distancias entre cada par de muestras (o los “epicentros”) usando el programa *Google earth* (7.1.2.2041)³. Las muestras tempranas se ubicaron espacialmente siguiendo las coordenadas del sitio arqueológico más representativo en el caso del HTM fue Tequendama, de HM Aguazuque y de HTI Mosquera (Figura 6.1). Los análisis se hicieron en el programa PASSaGE 2 (Rosenberg y Anderson, 2011) y se emplearon 6 clases de distancia geográfica (0-900 km) cuyos intervalos se definieron de forma que la primera clase estuviera representada por el mayor número de pares y la última por el menor. Esto se hizo con el fin explotar al máximo la relación entre grupos geográficos cercanos debido al tamaño pequeño de la región de estudio. Las dos últimas clases están representadas solo por 6 y 3 pares respectivamente sin embargo ningún correlograma mostró coeficientes significativos en clases mayores a los 600 km. La significación estadística de los coeficientes de correlación I de Moran se calcularon usando 4999 permutaciones y se usó una corrección de significación (p) Bonferroni en cada correlograma. Por otro lado se emplearon análisis de correlación y diseño de matrices en diferentes aspectos básicamente en la evaluación de modelos de poblamiento aunque también en la evaluación de hipótesis de correlación entre distancias biológicas,

³ *Google earth* tiene incorporado un algoritmo que calcula las distancias tomando en cuenta la circunferencia de la tierra por lo que no son distancias lineales y se asemejan a distancias de arco mayor (*great arc distances*).

geográficas, temporales y lingüísticas. Así se mide el nivel de concordancia entre hechos observacionales y cada hipótesis a contrastar para ver cual explica mejor la variación (Sokal *et al.*, 1997). En una matriz diseñada las relaciones hipotéticas entre un par de conjuntos de datos se expresan como una matriz de distancia hipotética la cual sigue las suposiciones de un modelo específico (Waddle *et al.*, 1998; Sokal *et al.*, 1997). En la tabla 7.2 se presentan diferentes matrices de distancia biológica, geográfica y de diseño empleadas para evaluar algunos factores (tiempo, diversidad lingüística, aislamiento por distancia) sobre la diversidad craneométrica. En la tabla 7.3 se muestran múltiples matrices diseñadas que representan diferentes modelos muy simples entre ellos diferenciación mínima, diferenciación geográfica este-oeste, etc. La matriz de distancias biológicas son distancias D^2 calculadas entre 13 muestras (las muestras Muiscas de Bogotá y Valle fueron agrupadas). La matriz de distancia temporal se basa en los fechados radiocarbónicos de cada muestra (ver tabla 6.1), así cada par de muestras cuya diferencia es de 1000 años ^{14}C AP se estableció una distancia de 0, si fue de 2000 años ^{14}C AP se trazó una distancia de 0,5, si fue de 2500 y 3500 años ^{14}C AP se estableció una distancia de 1, si fue de entre 3800 y 5000 años ^{14}C AP se trazó una distancia de 2 y finalmente si fue de 6000-8000 años ^{14}C AP o más se estableció una distancia de 3. La matriz de distancias geográficas es la misma que se empleó en el análisis de autocorrelación espacial. La matriz de distancias climáticas es una matriz de distancia euclidiana calculada a partir de variables climáticas (temperatura, precipitación y altitud) y es considerada aquí como un *proxy* del clima. La matriz de distancias lingüísticas se basa en la afinidad lingüística de cada muestra, por lo tanto los grupos tempranos para los cuales no se poseen datos fueron excluidos del análisis. El modelo más simple es el que sugiere que las muestras pertenecientes a una misma rama o tronco lingüístico son más similares entre sí (distancia de 0) que entre grupos con una característica lingüística diferentes (distancia de 1), si la rama o el tronco posee alguna relación la distancia fue de 0,5 (ver tabla 6.1). Para este análisis se tuvieron en cuenta cuatro grandes familias lingüísticas establecidas por Greenberg (1956) que según Landaburu (1999) están presentes en Colombia Macro-Caribe, Ecuatorial, Macro-Tucano y Chibcha-Paez. En este punto se recalcularon las demás matrices (*i.e.* excluyendo HTM, HM y HTI) para tomar solo en cuenta los grupos tardíos. Las pruebas de Mantel (Mantel, 1967) y de Smouse-Long-Sokal (Smouse *et al.*, 1986) se usaron para evaluar la correlación entre dos y tres matrices respectivamente usando 9999 permutaciones y una prueba de dos colas así como el ajuste Bonferroni para comparaciones múltiples. Las matrices diseñadas (tabla 7.3) corresponden a los modelos de poblamiento y de historia poblacional descriptos detalladamente en el capítulo IV. El primer modelo denominado *niveles variables de diversidad, una población fundadora y diferenciación post-Holoceno medio* describe un escenario donde ingresaron una o eventualmente más poblaciones fundadoras, con niveles medios/bajos de diversidad biológica, las cuales se diversificaron posterior al Holoceno medio. La combinación de diferentes factores aleatorios y

direccionales produjo diferentes patrones craneofaciales entre el Holoceno temprano y medio. Este escenario sugiere diferenciación morfológica en diferentes bloques temporales (Holoceno temprano y medio vs. tardío inicial y final). Así todos los grupos poseen una distancia de 1 y la distancia biológica se incrementa proporcionalmente a la distancia geográfica y temporal en un sentido pre y post Holoceno medio, en esos casos una distancia de 2 y 3 fue establecida. El segundo modelo denominado *dos poblaciones fundadoras y diferenciación este-oeste* describe las relaciones evolutivas esperadas según el modelo sugerido por Keyeux y colegas sobre la diferenciación oriente – occidente vista desde marcadores moleculares (ADNmt) en grupos actuales de Colombia. La distribución espacial de las muestras aquí analizadas solo permite un acercamiento al modelo debido a que en su mayoría provienen de la región Andina. Según el modelo los grupos tardíos de la cordillera oriental presentan grandes diferencias con los grupos de la región occidental básicamente las muestras de Nariño, Valle del Cauca y Costa Atlántica. Los grupos de una misma región comparten una distancia de 0 y de una diferente una distancia de 2. Las muestras pre-3000 años ^{14}C AP de la Cordillera Oriental al ser relictos de la población fundadora presentarían aun mayor diferenciación con los grupos de la región occidental y comparten una distancia de 3. Las muestras tempranas y tardías de una misma región presentan una distancia de 1. El tercer modelo hace referencia al patrón de afinidad esperado según las hipótesis del escenario de los *dos componentes biológicos* a nivel regional según Neves *et al* (2007) donde las muestras del Holoceno temprano y medio son bastante diferentes del resto incluyendo el grupo 3500-2500 años ^{14}C AP. Aún así este modelo indica que al interior de cada grupo o componente hay relativamente poca diversidad debido a que pertenecen a un mismo grupo ancestral. Así la distancia entre las muestras Holoceno temprano y medio es 0 y con el resto es 1. La distancia entre grupos post-3500 es 0. El cuarto modelo *una población fundadora mínima diversificación morfológica* es el escenario de poblamiento conservador sugerido por Rodríguez Cuenca y colegas (1999, 2001, 2007, 2014; Rodríguez Cuenca y Vargas, 2010; Vargas, 2010, 2014) en donde una única población fundadora arribó durante el UMG y se dispersó por todo el territorio diversificándose levemente hacia el Holoceno tardío a causa de cambios climáticos, demográficos y de subsistencia. Así las muestras tempranas comparten poseen una distancia de 0 y de 0.5 con las más tardías. Este modelo representa el escenario más conservador, de mínima diferenciación tanto temporal como espacial y de continuidad regional.

En forma complementaria se empleó una técnica procedente de la biogeografía y los sistemas de información geográfica, que podríamos sugerir se complementa con los análisis de correlación espacial (I de Moran, aislamiento por distancia, etc) que permite evaluar a nivel gráfico la estructuración espacial de los patrones de variación morfológica. Así se emplearon mapas de interpolación los cuales provienen de técnicas geoespaciales recientemente aplicadas al estudio de la diversidad morfológica (Relethford, 2008; Perez *et al.*, 2011). En esta investigación los

mapas de interpolación fueron creados usando tanto el tamaño como la forma de las variables craneométricas donde la primera es la MG y la segunda los CPs empleando los residuos derivados del modelo GLM como se indicó arriba. La técnica consiste en graficar a nivel univariado el tamaño (MG) y las variables de forma (PC1...PCn) contra las coordenadas de cada muestra (x, y) en un mapa el cual exhibe la estructuración del tamaño y forma craneofacial a nivel espacial. Finalmente se emplearon otros dos tipos de técnicas para explorar el papel relativo de diferentes factores ecológicos (tiempo, clima, dieta y economía) en los procesos de diversificación morfológica ocurridos en la región durante los últimos 10 mil años. Inicialmente se exploró el papel de la dispersión temporal de las muestras y de los diferentes tipos de economía sobre la diversidad craneofacial a través de un análisis de la varianza multivariada MANOVA. Aparte para evaluar la correspondencia entre la variación craneofacial y variables ambientales (aquí la dieta se incluye como variable ambiental) se emplearon técnicas de regresión espacial múltiple. En el presente caso se hicieron regresiones de la forma (componentes principales obtenidos mediante los residuos ver tabla 7.12) y el tamaño craneofacial (media geométrica) contra diferentes variables que representan la dieta/economía y proxies climáticos. Rangel *et al* (2010) y Perez *et al* (2011) explican en detalle el método para el lector interesado, no obstante vale la pena mencionar que el mismo se basa en el modelo de cuadrados mínimos generalizados que a diferencia de la regresión empleando cuadrados mínimos ordinarios incorpora en la ecuación ($Y=XB+\epsilon$) el término error (ϵ) haciendo que el modelo no asuma una distribución normal de los residuos con varianza constante o que estén distribuidos independientemente entre las observaciones o poblaciones (Dormann *et al.*, 2007; Diniz-Filho *et al.*, 2009; Perez *et al.*, 2010). Así en la técnica de regresión espacial la estructura del error en la matriz de covarianza entre los residuos está diseñada para incorporar la falta de independencia de las observaciones esperada debido a la distribución espacial de las muestras poblacionales (Perez *et al.*, 2010, 2011). Se estimó el valor F (incluyendo su significación), R^2 , el coeficiente SAR (auto regresión espacial) estandarizado (pendiente de la regresión) y su significación mediante el estadístico t. Los análisis se hicieron en el programa SAM (4.0 spatial análisis in macroecology Rangel *et al.*, 2010) empleando el modulo autoregresión espacial (SAR). Respecto a la dieta se incluyeron razones de isótopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ del colágeno así como frecuencias de caries e índices de dureza o consistencia de los alimentos (medida como la pendientes de la regresión de un análisis de ejes principales sobre los patrones de desgaste dental) (Delgado, 2013). Estos datos se presentaron en el capítulo VI y muestran la diversidad de la dieta en la región en el marco temporoespacial abordado. Los datos correspondiente a isótopos estables fueron obtenidos de la literatura y de mediciones originales recientes (ver Delgado, 2007; Delgado *et al.*, 2014), los datos de patologías y desgaste dental fueron obtenidos por el autor en las mismas muestras analizadas en la presente tesis (ver Delgado, 2013). Para investigar el clima se emplearon datos mencionados en el capítulo II

referentes a temperatura, precipitación (valores actuales) y altitud de los sitios arqueológicos ubicados en las ecorregiones incluidas. En el caso de las muestras pertenecientes a diferentes momentos del Holoceno se obtuvieron datos de estudios paleocológicos que estudiaron tanto polen como razones de $\delta^{13}\text{C}$ (ver capítulo II y Delgado, 2012d). Se evaluó la posible multicolinealidad entre las variables relacionadas con la dieta y el clima mediante el cálculo de coeficientes de correlación r de Pearson debido a que una correlación positiva y significativa puede llevar a la sobrevaloración de dichas variables sobre la diversidad craneofacial.

VII.4.2 Enfoque *Model bound*

Los métodos basados en la teoría genética poblacional se emplearon básicamente para sugerir interpretaciones sobre los tipos de fuerzas tanto direccionales (*i.e.* selección estabilizadora y divergente y plasticidad fenotípica) como aleatorias (*i.e.* flujo génico y deriva-mutación) y/o su combinación que dirigieron la microevolución craneofacial ocurrida en la región. No obstante un punto importante de mencionar es que el enfoque *model free* también puede ser útilmente empleado (como se mostró arriba) para este fin de forma menos restrictiva debido a que los métodos *model bound* descansan algunas veces en supuestos que difícilmente pueden cumplirse en determinados contextos. Esta situación es más dramática cuando se emplean en muestras poblacionales de relativa antigüedad como las aquí investigadas para las cuales no tenemos mucha información sobre parámetros poblacionales básicos como tamaño poblacional efectivo, heredabilidad de los rasgos, etc. Con esto obviamente no quiere decirse que dichos modelos y métodos no sean útiles sino que sus resultados deben verse con mucha precaución y de ninguna manera incontrovertibles. En definitiva lo que se busca es discernir el proceso evolutivo ocurrido en el Norte de los Andes durante el Holoceno y si el mismo se relaciona exclusivamente con la acción de factores estocásticos o si otras fuerzas evolutivas como diferentes tipos de selección y la plasticidad fenotípica intervinieron en la configuración de los patrones de diversidad craneofacial vistos.

En forma inicial en el presente estudio se aplicaron análisis de matrices-R o de heterogeneidad intrarregional de Relethford y Blangero (1990) para modelar la magnitud del flujo génico (FG) y la acción de la deriva génica (DG) a través del tiempo. Este modelo emplea rasgos de variación continua para detectar índices diferenciales de flujo génico externo entre poblaciones. Basado en el método de Harpending y Ward (1982) para frecuencias alélicas, el modelo Relethford-Blangero propone que cuando las poblaciones al interior de una región intercambian migrantes con una fuente externa en frecuencias iguales, la relación entre la variación intragrupal promediada y la distancia genética al promedio regional (centroide) para cada población debe ser lineal. Desviaciones del modelo ocurren cuando una o más subpoblaciones poseen mayor flujo génico externo que el promedio. Consecuentemente, aquellas

subpoblaciones que reciben mayor flujo génico extrarregional tendrán mayor variación intragrupal de la esperada, mientras que aquellas que reciben menor flujo génico externo que el promedio, tendrán menor heterogeneidad de lo esperado (Steadman, 2001). Para cuantificar los niveles de heterocigosidad dentro de cada región y para calcular las distancias genéticas mínimas entre subpoblaciones los datos son convertidos a una matriz estándar R o una matriz de varianza-covarianza de similitud poblacional. La matriz-R puede ser convertida a una matriz escalada para ajustar estadísticamente potenciales efectos de deriva génica en pequeñas poblaciones (Steadman, 2001). Dado que seguramente hubo diferencias en el tamaño poblacional efectivo (N_i) entre los grupos prehispánicos de la región de estudio, se empleó una matriz-R escalada. Sin embargo el tamaño poblacional prehispánico es extremadamente difícil de estimar y dado que es necesario incluir un valor de tamaño poblacional efectivo, una estrategia posible es proporcionar un valor “crudo” de 1 a las muestras de cazadores-recolectores del Holoceno temprano, medio y tardío inicial y de 2 a muestras de agricultores del Holoceno tardío final. Estos valores solo sugieren que los grupos agricultores tienen el doble de tamaño poblacional efectivo que los grupos cazadores-recolectores. Esta suposición sin embargo no es desproporcionada y está basada en criterios restrictivos, que para los objetivos del presente trabajo resultan de utilidad. Debido a que los tamaños de las muestras son pequeños, los elementos de la matriz-R están sujetos a error de muestreo. Entonces siguiendo los supuestos de Relethford et al (1997), la matriz-R fue convertida a una matriz-R no sesgada. En este trabajo un valor de $h^2 = 1$ (heredabilidad en sentido estricto) fue usado siguiendo las indicaciones de Relethford y Blangero (1990), quienes sugieren que dado que el computo de la matriz de varianza-covarianza genética aditiva intragrupal (G) requiere información sobre la heredabilidad, cuando las mismas no están disponibles, la matriz de varianza-covarianza fenotípica ponderada intragrupal (V) puede ser sustituida para proporcionar una estimación del valor F_{ST} . Este método asume que todas las heredabilidades son iguales a 1 ($G=V$) y que la matriz de varianza-covarianza genética aditiva es proporcional a la matriz de varianza-covarianza fenotípica (Cheverud, 1995). Finalmente las distancias biológicas entre muestras fueron directamente calculadas a partir de la matriz-R escalada y no sesgada. Las mismas fueron representadas graficando los autovectores de las dos primeras coordenadas principales obtenidas a partir de la matriz de distancia biológica escalada y no sesgada. Los cálculos fueron realizados en el programa RMET 5.0 desarrollado por J.H. Relethford de la siguiente forma:

La fórmula original de Harpending y Ward (1980) para la heterocigosidad esperada es $[E(H_i)]$ de una población i bajo un sistema multilocus de dos alelos es

$$[E(H_i)] = (H_t(1 - r_{ii}))$$

donde H es la heterocigosidad de la región total y r_{ii} es la distancia genética entre la población i y el centroide. La heterocigosidad total regional se calcula como

$$H_t = \frac{\sum 2\bar{p}_k \bar{q}_k}{n}$$

donde \bar{p}_k y \bar{q}_k son las frecuencias alélicas medias ponderadas para el locus k , con la sumatoria sobre un total de n loci. Las frecuencias alélicas son ponderadas por el tamaño del censo (no el tamaño muestral) de la población i relativo al censo total de todas las poblaciones. Los elementos de la matriz-R para las poblaciones i y j calculadas por un alelo dado es

$$r_{ij} = \frac{(p_i - \bar{p})(p_j - \bar{p})}{P(1 - \bar{p})}$$

La matriz-R es el promedio de todos los alelos. Distancia genética de una población al centroide (r_{ii}) es la diagonal de la matriz-R. La heterocigosidad observada (H) para una población se calcula como

$$H_i = \frac{\sum 2\bar{p}_{ik} \bar{q}_{ik}}{n}$$

De esta manera el flujo génico mayor que el promedio se demuestra cuando $H > E(H_i)$ y el flujo génico menor que promedio extralocal se indica cuando $H < E(H_i)$.

La adaptación del modelo anterior hecha por Relethford y Blangero (1990) para rasgos cuantitativos es

$$E[v_i] = \frac{\bar{v}_w(1 - r_{ii})}{1 - F_{ST}}$$

En este modelo la varianza fenotípica promedio esperada de todos los rasgos de la población i es una función de la variación fenotípica agrupada promedio intragrupal de todos los rasgos para las poblaciones (\bar{v}_w), de la distancia genética del centroide poblacional combinado es r_{ii} , y de la distancia genética promedio sobre todas las poblaciones (F_{ST}). A partir de los datos originales una matriz Δ $g \times t$ se forma, donde los elementos de Δ son las desviaciones de la media grupal del total de medias para cada rasgo t en la población g . Las medias usadas para calcular los elementos de Δ son ponderados por el tamaño del censo poblacional. Usando Δ , una matriz de codivergencia se calcula

$$C = \Delta G^{-1} \Delta'$$

donde Δ' es la transpuesta de la matriz Δ y G^{-1} la inversa de la matriz G de varianza-covarianza genética aditiva. Aquí $G = h^2 P$, donde h^2 es una estimación de la heredabilidad y P es la matriz de varianza-covarianza fenotípica. A partir de la matriz de codivergencia (C), una medida de varianza entre grupos (F_{ST}) se calcula como (Wright, 1951)

$$F_{ST} = \frac{\sum_{i=1}^g w_i C_{ii}}{\left(2t + \sum_{i=1}^g w_i C_{ii} \right)}$$

donde t y g se definen como se mencionó arriba y w_i es el peso (ponderación) de la muestra. Desde la matriz C y el F_{ST} total grupal la matriz- R se calcula así

$$R = \frac{C(1 - F_{ST})}{2t}$$

Se pueden obtener distancias genéticas desde la matriz- R como $d_{ij} = r_{ii} + r_{jj} - 2r_{ij}$ (Harpending y Jenkins, 1973). Las distancias fueron corregidas por error de muestreo sustrayendo $1/2n_i$ de los valores r_{ii} , donde n_i es el tamaño de la muestra del grupo i (Relethford, 1991).

Por otro lado se uso el índice de divergencia Δ de Lynch (1990) de expectativa neutral para evaluar la divergencia esperada de la forma y tamaño craneofacial únicamente bajo la influencia de la deriva y las mutaciones entre grupos del Norte de los Andes pertenecientes a diferentes momentos del Holoceno, aunque como se mostró arriba solo los grupos de la Sabana de Bogotá presentaron cronologías superiores a los 3000 años ^{14}C AP. Siguiendo a Perez *et al* (2011) aquí la forma es definida como los scores de los componentes principales obtenidos a partir de los residuos y el tamaño como la media geométrica derivada de la estandarización a través de los radios de Mosiman. Perez y Monteiro (2009) compararon una serie de métodos genético-cuantitativos para evaluar divergencia incluyendo el de heredabilidad constante (Lande, 1979) y la prueba β (Ackerman y Cheverud, 2004) y demostraron que el Δ de Lynch (1990) es más adecuado en algunos contextos por su eficiencia y simplicidad. Otra característica interesante de este método es que se basa en pocos supuestos genético-poblacionales debido a que emplea relativamente pocos parámetros. Así el índice de divergencia Δ observado se compara con el valor de divergencia esperado basado en lo reportado en la literatura para evaluar si la cantidad de divergencia es más baja o alta que lo esperado si la mutación y la deriva génica fueran las únicas fuerzas evolutivas operando (Lynch, 1990). En este modelo el índice de divergencia se calcula como

$$\Delta = \text{var}_B(\text{lnz}) / [\text{tvar}_w(\text{lnz})]$$

donde $\text{var}_B(\text{lnz})$ y $\text{var}_w(\text{lnz})$ son los valores inter e intra poblacionales de los cuadrados medios empleando la forma (PC scores) y el tamaño (MG) como se definieron arriba. Si bien el índice de divergencia permite comparaciones univariadas al incluir los scores de los CPs es posible hacer comparaciones cuasi-multivariadas. La MG promedio fue usada como un vector de tamaño mientras que los PC scores se calcularon basándose en las matrices de covarianza intragrupal agrupada de los residuos. El uso de un subespacio basado en la matriz de covarianza intragrupal agrupada indica un enfoque conservador para analizar factores aleatorios porque dicho subespacio preferencialmente no consiste en direcciones de la variación para la cual la varianza entre grupos es alta (Perez y Monteiro, 2009; Hube *et al.*, 2010; Perez *et al.*, 2011; de Azevedo *et al.*, 2011). En este modelo t es el número máximo de generaciones desde la divergencia y se calcula sumando los tiempos de divergencia a lo largo de cada linaje. Lynch (1990) estimó el límite superior e inferior para los índices de divergencia en rasgos esqueléticos de diferentes grupos de mamíferos incluyendo humanos bajo la hipótesis neutral de mutación-deriva en $\Delta_{\min} = 0.0001$ y $\Delta_{\max} = 0.01$, respectivamente. La hipótesis nula de neutralidad se acepta con valores Δ entre dichos límites y se rechaza con valores mayores que señalan selección direccional y menores que indican selección estabilizadora. Para la región de estudio la fecha de poblamiento inicial ha sido establecida sobre una estructura cronológica absoluta *ca.* 13,000 años ^{14}C AP (Delgado *et al.*, 2015). Fenner (2005) estimó la amplitud temporal de una generación en años en diferentes grupos humanos actuales tanto industrializados como cazadores-recolectores y tanto para hombres como para mujeres. Si bien hay diferencias entre los grupos y los géneros aquí el tiempo promedio de una generación para los grupos cazadores-recolectores de 28,6 años fue escogido como el más adecuado para representar a grupos del Holoceno temprano y medio. Por lo tanto se hizo una estimación conservadora de $t=454$ generaciones (13,000/28,6) para la divergencia de grupos del noroccidente de Sudamérica. Aún así dado que cada comparación entre cada par de grupos implicó una cantidad específica de tiempo las generaciones ocurridas desde la divergencia fueron estimadas de acuerdo con los límites superiores de cada comparación y su diferencia fue dividida por el valor de una generación para obtener el numero de generaciones ocurridas desde la divergencia (por ejemplo (8000-1000)/(28,6) =244,7). En concordancia con de Azevedo *et al* (2011) el Δ fue calculado únicamente entre grupos pre 3000 años ^{14}C AP y tardíos dado que el modelo asume ausencia de flujo génico, el cual puede reducir el grado de diferenciación independientemente del número de generaciones, y uniformidad de los índices a lo largo de los linajes. La prueba de divergencia Δ se calculó empleando tres módulos craneales 1) facial, 2) neurocraneal/basal y 3) craneal total para ver si hay diferencias en su respuesta a la probable desviación de neutralidad. Algunos

autores han sugerido que el índice de divergencia delta es más útil para detectar cambios direccionales no-azarosos entre poblaciones separadas recientemente debido a que después de largos periodos de tiempo la estabilización de la divergencia borraría toda evidencia de factores direccionales azarosos o no-azarosos ocurridos durante la fase inicial de divergencia (Perez y Monteiro, 2009; Perez *et al.*, 2011). A pesar que Lynch (1990) y otros autores (Hubbe *et al.*, 2010; de Azevedo *et al.*, 2011) calcularon índices entre grupos que divergieron hace varios miles de años indicando que dicho método es de hecho útil para comparaciones que implican grandes cantidades de tiempo en la presente investigación se empleó otro método más general que el anterior para estudiar el patrón multivariado de evolución craneofacial no-estocástica en la región de estudio. Así la prueba β de Ackerman y Cheverud (2002,2004) basada en los supuestos teóricos de Lande (1976, 1979, 1980) fue también empleada. Así lo que se pretende es evaluar escenarios que permitan determinar cuantitativamente si la evolución craneofacial en el Norte de los Andes ocurrida durante el Holoceno se relaciona con la acción de mecanismos evolutivos estocásticos como la deriva génica o bien con la acción de mecanismos direccionales como la selección natural y/o la plasticidad fenotípica (evolución rápida) o combinaciones complejas. Por lo tanto de acuerdo con la teoría genético poblacional si las poblaciones divergen debido a procesos evolutivos estocásticos deberá existir una relación proporcional entre los niveles de variación fenotípica dentro y entre grupos (Lande, 1979). Alternativamente si esta relación no es proporcional probablemente se deba a la acción de mecanismos no-estocásticos. Entonces la dispersión esperada de los fenotipos medios poblacionales debido a la acción de la deriva génica a través de las generaciones es una función de la variación genética, el tamaño poblacional efectivo y del tiempo de divergencia entre poblaciones (Lande, 1979, 1980). En la presente investigación los patrones de variación/covariación entre grupos se emplearon para evaluar a nivel cuantitativo la relación entre los patrones de cambio y de variación morfológica observados y los esperados según los supuestos de un escenario de evolución neutral. Para evaluar hipótesis de deriva génica se empleó el modelo de Lande (1979) para comprender la relación entre el cambio morfológico y la variación/covariación esperada según la acción deriva génica la cual está dada por la ecuación

$$B_t = G(t / N_e),$$

donde B_t es la matriz de varianza/covarianza entre poblaciones en la generación t , G es la matriz de varianza/covarianza aditiva de la población fundadora de la cual las poblaciones descendientes se derivan y N_e es el tamaño poblacional efectivo de la población fundadora (Lande, 1979, 1980). Los supuestos del modelo incluyen ausencia de selección divergente, un índice constante de mutaciones pleiotrópicas aditivas que mantienen los fenotipos promedios y las varianzas y covarianzas genéticas aditivas dando origen a matrices G aproximadamente

constantes o proporcionales, los cambios en el fenotipo promedio son causados por cambios genéticos en lugar de respuestas fenotípicas a condiciones ambientales cambiantes (Lande, 1979). Debido a que es extremadamente difícil obtener matrices de varianza/covarianza genética aditiva (G) temporal y espacialmente afines a las muestras poblacionales estudiadas muchos autores emplean la matriz de varianza/covarianza fenotípica intra-grupal (W). Varios estudios han mostrado para rasgos métricos del cráneo que las matrices de varianza/covarianza genética y fenotípica son proporcionales por lo cual es razonable usar la última para sustituir la primera (Cheverud, 1988; González-José *et al.*, 2004) lo cual resulta en la siguiente ecuación

$$B \propto W(t / N_e),$$

Debido a que t y N_e son constantes para cualquier comparación dada, el patrón esperado de variación fenotípica entre grupos debería ser proporcional a la variación fenotípica intra-grupal ($B \sim W$), siempre y cuando las poblaciones hayan divergido solo por la acción de procesos evolutivos azarosos. De forma similar si los patrones de variación no son proporcionales otras formas de divergencia fenotípica evolutiva pueden haber jugado un rol preponderante. Siguiendo a Ackerman y Cheverud (2002, 2004) la relación entre W y B se calculó como una ecuación de regresión lineal posterior al cálculo de componentes principales sobre W para simplificar los cálculos

$$\ln B_i = \ln(t / N_e) + \beta \ln(W_i),$$

donde B es la varianza entre poblaciones y W_i la varianza dentro de las poblaciones para el i -ésimo autovector extraído de W, t es el tiempo en generaciones y N_e el tamaño efectivo poblacional. De acuerdo con estos últimos autores si la diferenciación se dio por deriva se espera un pendiente (β) de 1 para la regresión de la varianza entre grupos sobre la varianza dentro de los grupos. A parte una pendiente mayor a uno indica que los primeros CP son más variables en relación a los otros que lo esperado si solo la mutación/deriva hubiese actuado. Alternativamente si la pendiente es significativamente menor a 1 sugeriría que las muestras poblacionales son relativamente más variables a lo largo de las dimensiones más bajas. Según la literatura $\beta > 1$ ocurre debido a un proceso de selección diversificadora sobre las primeras dimensiones o bien de selección estabilizadora en los CP más bajos y $\beta < 1$ reflejaría el patrón contrario, es decir selección diversificadora sobre las dimensiones más bajas y estabilizadora en las primeras (de Azevedo, 2013). En el presente caso se usaron el total de variables analizadas y se exploraron las diferencias entre varios módulos craneales: facial, neurocraneal/basal, y craneal total. Debido a que el tamaño craneofacial es importante de evaluar en modelos de evolución e índices de divergencia poblacional en el presente estudio la prueba β se llevo a cabo

empleando las variables crudas, radios de Mosimann y los residuos multivariados. Una vez más se emplearon 13 muestras dado que se agruparon las muestras Muiscas de la Sabana de Bogotá y las del Valle del Cauca para lograr tamaños muestrales adecuados. Los cálculos de la prueba β se hicieron en el programa libre R (3.1.0-04-2014) con un *script* escrito y amablemente compartido por la Dra. Soledad de Azevedo.

VII.5 Resultados y discusión

VII.5.1. Análisis preliminares

Distintas variables presentaron valores atípicos y extremos por encima y por debajo del rango intercuantil establecido. Los valores atípicos en su mayoría están dentro de los intervalos de confianza de la variación “normal” de las medidas craneométricas y por lo tanto se conservaron. Por otro lado los valores extremos se relacionaron principalmente con errores en la digitación y/o en la medición y en ambos casos fueron eliminados del conjunto de datos. Esto más el estado de preservación diferencial de los restos óseos investigados permitió la presencia de valores perdidos. A nivel general el estado de preservación fue bueno/regular y se detectaron pocos valores perdidos (*i.e.* $\leq 40\%$) por muestra y por variable (Tabla 7.4). El método de imputación múltiple se usó para completar las matrices, la eficiencia del método se evaluó mediante una prueba *t-student* para comparar las medias de cada variable con valores imputados y sin imputar y en ningún caso fueron estadísticamente diferentes. Un ejemplo se presenta en la tabla 7.5 para Tequendama una de las muestras que integran el grupo temprano de la Sabana de Bogotá. Aparte algunas variables presentaron una distribución no-normal no obstante representan menos del 18% del total de las variables y en general no afecta los supuestos de los métodos multivariados empleados (Tabla 7.6). Una prueba de Levene (Tabla 7.7) para la homogeneidad de las varianzas entre muestras mostró que las variables son homoscedásticas. En cuanto al tamaño en la tabla 7.8 se muestra la correlación entre la media geométrica (MG) y cada variable estandarizada según Mosimann. A pesar que la estandarización reduce el nivel de correlación siguen existiendo varias que se asocian significativamente. Por otro lado el efecto global de la deformación según un ANOVA (Tabla 7.9) fue significativo tanto para variables estandarizadas (Wilks=0.436; F=19; gl= 32; p=0.000) como no estandarizadas (Wilks=0.421; F=20.2; gl= 32; p=0.000). Una gran cantidad de variables se vieron afectadas sobre todo relacionadas con el ancho, largo y altura de la bóveda. No obstante un número alto de variables faciales y de la base también se vieron afectadas lo cual indica que dicho factor afecta a varios componentes en donde las influencias sobre unos tiene un efecto global en el cráneo. Este análisis también muestra que tanto el tamaño como la forma se ven afectados por la deformación y que la práctica común de eliminar las variables deformadas de los análisis de

biodistancias para evitar sesgos tampoco es una buena estrategia ya que existen efectos sobre otros componentes que no intervienen en el procesos de deformación directamente. En la tabla 7.10 se presentan los resultados de la prueba ANOVA para el factor sexo para variables no estandarizadas (Wilks=0.667; F=7.32; gl= 32; p=0.000) y estandarizadas (Wilks=0.741; F=5.00; gl= 32; p=0.000). Una vez más la estandarización según Mosimann reduce la cantidad de variables que se asocian con el factor sexo de 25 a 20 pero no lo elimina completamente. Esto indica que el tamaño pero sobre todo la forma explica el nivel de dimorfismo sexual en las variables craneométricas estudiadas. A nivel general la interacción entre la deformación y el sexo no fue significativa entre las variables craneométricas analizadas (Wilks=0.915; F=1; gl= 32; p=0.097). Cuando se evaluó el factor sexo y deformación empleando residuos con un prueba ANOVA (Sexo Wilks=1.000; F=0.0; gl= 32; p=1.000) (deformación Wilks=1.000; F=0.0; gl= 32; p=1.000) no se detectó asociación estadística entre estos factores y la variación craneométrica. Asimismo el nivel de correlación entre la MG y cada variable expresada como residuos fue nulo (Tabla 7.8). Finalmente la evaluación del error intraobservador indicó una gran correspondencia entre ambas secciones de medición ya que no se detectó diferencias entre medias ni en el factor sección de medición según un ANOVA (Wilks=0.729; F=0.0; gl= 23; p=0.999) (Tabla 7.11). Como se vio en las figuras 7.1 y 7.2 los residuos se comportan mucho mejor que las variables crudas y/o estandarizadas cuando se trata de “aislar” el efecto tamaño, sexo y deformación debido a que una vez obtenidos dichas diferencias parecen no manifestarse en el conjunto de datos.

Tabla 7.2 Matrices empleadas para evaluar múltiples factores sobre la variación craneométrica

Matriz de distancias biológicas D^2													
	Nar	Valle	Mbog	Mboy	HM	HTM	HTI	Pan	Guan	Lac	Chit	Her	CA
Nar	0												
Valle	7,97	0											
Mbog	6,67	6,37	0										
Mboy	8,12	8,36	4,08	0									
HM	11,84	11,36	13,98	12	0								
HTM	8,66	8,01	8,13	8	6,5	0							
HTI	9,34	9,35	13,01	11,32	3,33	7,05	0						
Pan	10,42	10,78	8,99	11,71	14,85	11,29	17,12	0					
Guan	7,51	7,44	4,18	4,93	10,3	7,47	11,64	7,52	0				
Lac	7,62	7,64	5,49	9,49	15	10,19	16,09	7,91	7,18	0			
Chit	8,21	7,15	2,61	4,7	13,4	8,96	13,26	7,57	2,6	7,6	0		
Her	7,91	7,27	3,69	5,07	13,03	6,68	11,58	8,2	5,32	9,46	3,86	0	
CA	10,85	10,39	8,12	11,95	14,35	11,27	17,49	10,22	5,44	8,76	8,44	10,11	0
Matriz de distancias geográficas en km													
	Nar	Valle	Mbog	Mboy	HM	HTM	HTI	Pan	Guan	Lac	Chit	Her	CA
Nar	0												
Valle	300	0											
Mbog	515	262	0										
Mboy	631	367	119	0									
HM	502	240	25	133	0								
HTM	493	247	27	145	33	0							
HTI	511	251	21	120	13	39	0						
Pan	451	182	85	186	62	80	71	0					
Guan	768	488	264	146	274	292	262	316	0				
Lac	754	492	240	125	257	265	245	312	92	0			
Chit	830	548	322	203	332	351	320	376	61	118	0		

Her	511	245	31	124	15	46	10	65	260	250	321	0	
CA	1030	731	605	513	601	630	592	615	390	478	363	586	0
Matriz de distancias temporales (diseñada según fechados ¹⁴ C)													
	Nar	Valle	Mbog	Mboy	HM	HTM	HTI	Pan	Guan	Lac	Chit	Her	CA
Nar	0												
Valle	0,5	0											
Mbog	0,0	0,5	0										
Mboy	0,0	0,5	0,0	0									
HM	2,0	2,0	2,0	2,0	0								
HTM	3,0	3,0	3,0	3,0	1,0	0							
HTI	1,5	1,5	1,5	1,5	0,5	2,0	0						
Pan	0,0	0,5	0,0	0,0	3,0	3,0	1,5	0					
Guan	0,0	0,5	0,0	0,0	3,0	3,0	1,5	0,0	0				
Lac	0,0	0,5	0,0	0,0	3,0	3,0	1,5	0,0	0,0	0			
Chit	0,5	0,0	0,5	0,5	2,0	2,0	1,0	0,5	0,5	0,5	0		
Her	0,5	0,0	0,5	0,5	2,0	2,0	1,0	0,5	0,5	0,5	0,0	0	
CA	0,5	0,0	0,5	0,5	2,0	2,0	1,0	0,5	0,5	0,5	0,0	0,0	0
Matriz de distancias lingüísticas													
	Nar	Valle	Mbog	Mboy	HM	HTM	HTI	Pan	Guan	Lac	Chit	Her	CA
Nar	0												
Valle	0,5	0											
Mbog	1	1	0										
Mboy	1	1	0	0									
HM													
HTM													
HTI													
Pan	1	1	1	0				0					
Guan	1	1	0	0				1	0				
Lac	1	1	0	0				1	0	0			
Chit	1	1	0	0				1	0	0	0		
Her	1	1	0	0				1	0	0	0	0	
CA	1	1	1	1				0	1	1	1	1	0
Matriz de distancias euclidianas según variables climáticas													
	Nar	Valle	Mbog	Mboy	HM	HTM	HTI	Pan	Guan	Lac	Chit	Her	CA
Nar	0												
Valle	903	0											
Mbog	810	1596	0										
Mboy	1133	1809	384	0									
HM	1035	1635	422	214	0								
HTM	911	1603	222	223	200	0							
HTI	860	1596	122	285	300	100	0						
Pan	987	801	1794	2118	2004	1896	1847	0					
Guan	778	350	1563	1837	1691	1618	1590	465	0				
Lac	1440	2156	637	350	552	555	583	2427	2170	0			
Chit	939	1741	147	362	472	289	208	1916	1701	537	0		
Her	810	1596	0	384	422	222	122	1794	1563	637	147	0	
CA	1637	819	2394	2625	2454	2416	2404	965	865	2970	2536	2394	0

Tabla 7.3. Matrices diseñadas para evaluar diferentes modelos de poblamiento empleando la variación craneométrica

Niveles variables de diversidad, una población fundadora y diferenciación pos-Holoceno medio (M1)													
	Nar	Valle	Mbog	Mboy	HM	HTM	HTI	Pan	Guan	Lac	Chit	Her	CA
Nar	0												
Valle	1	0											
Mbog	1	1	0										
Mboy	1	1	1	0									
HM	3	3	3	3	0								
HTM	3	3	3	3	1	0							
HTI	2	2	2	2	3	3	0						
Pan	1	1	1	1	3	3	2	0					
Guan	2	2	1	1	3	3	2	1	0				
Lac	2	2	1	1	3	3	2	1	1	0			
Chit	2	2	1	1	3	3	2	1	1	1	0		

[illegible]

Tabla 7.4. Porcentajes de valores perdidos por variable y muestra.

Muestra Variable	CAR	GUA	CHT	HER	HM	HTM	HTI	MRN	BOG	PRT	SOA	NAR	LAC	PAN	COR	CER	EST	GUC	MAL	SAN
GOL	0.0	7.1	8.4	36.4	15.6	25.0	36.4	2.6	4.9	11.1	0.0	37.5	21.7	0.0	30.0	10.0	4.0	0.0	37.5	14.3
NOL	8.7	7.1	10.8	27.3	15.6	25.0	36.4	2.6	4.9	11.1	0.0	37.5	26.1	11.1	30.0	10.0	20.0	15.8	37.5	28.6
BNL	30.4	19.6	19.6	27.3	40.0	25.0	36.4	28.2	29.3	22.2	20.7	37.5	39.1	44.4	70.0	10.0	40.0	31.6	37.5	42.9
BBH	30.4	17.9	15.4	27.3	37.8	25.0	27.3	28.2	26.8	25.0	20.7	12.5	43.5	44.4	40.0	10.0	40.0	31.6	50.0	42.9
XCB	0.0	12.5	9.3	27.3	28.9	18.8	9.1	5.1	4.9	11.1	1.7	37.5	21.7	0.0	20.0	10.0	12.0	0.0	25.0	14.3
XFB	4.4	3.6	10.9	36.4	20.0	0.0	0.0	5.1	7.3	2.8	0.0	25.0	8.7	0.0	30.0	10.0	20.0	0.0	25.0	14.3
ZYB	30.4	12.5	12.5	18.2	35.6	18.8	18.2	28.2	24.4	19.4	15.5	25.0	8.7	44.4	40.0	10.0	32.0	21.1	37.5	28.6
AUB	34.8	30.4	5.4	36.4	37.8	31.3	36.4	41.0	26.8	38.9	29.3	31.3	30.4	44.4	40.0	40.0	40.0	36.8	37.5	42.9
WCB	30.4	10.7	18.8	63.6	40.0	25.0	27.3	23.1	29.3	11.1	19.0	12.5	43.5	33.3	30.0	20.0	40.0	31.6	25.0	42.9
ASB	0.0	17.9	13.0	36.4	33.3	25.0	27.3	7.7	24.4	27.8	8.6	31.3	34.8	11.1	40.0	20.0	28.0	36.8	37.5	42.9
BPL	30.4	21.4	5.2	18.2	40.0	25.0	27.7	33.3	26.8	30.6	25.9	31.3	43.5	33.3	40.0	10.0	44.0	36.8	37.5	42.9
NPH	17.4	5.4	20.7	27.3	22.2	0.0	27.3	15.4	19.5	5.6	13.8	12.5	8.7	33.3	40.0	0.0	40.0	36.8	25.0	28.6
NLH	21.7	5.4	25.7	36.4	22.2	0.0	18.2	15.4	17.1	5.6	13.8	12.5	8.7	33.3	40.0	0.0	40.0	31.6	37.5	57.1
NLB	21.7	3.6	12.2	27.3	28.9	0.0	18.2	12.8	14.6	5.6	13.8	12.5	4.4	33.3	10.0	0.0	40.0	31.6	37.5	28.6
MAB	30.4	16.1	10.1	36.4	40.0	6.3	27.3	18.0	17.1	5.6	5.2	12.5	13.0	33.3	30.0	10.0	36.0	36.8	37.5	28.6
MDH	4.4	8.9	18.7	18.2	8.9	18.8	36.4	5.1	2.4	2.8	0.0	25.0	26.1	0.0	10.0	0.0	8.0	15.8	37.5	42.9
MDB	4.4	8.9	5.4	18.2	8.9	18.8	36.4	5.1	4.9	2.8	0.0	31.3	26.1	22.2	10.0	0.0	12.0	10.5	37.5	42.9
OBH	17.4	3.6	2.4	27.3	13.3	0.0	9.1	7.7	17.1	13.9	10.3	12.5	4.4	33.3	20.0	0.0	28.0	42.1	37.5	42.9
OBB	8.7	3.6	11.5	18.2	8.9	0.0	0.0	7.7	12.2	11.1	6.9	6.3	4.4	11.1	20.0	0.0	28.0	47.4	37.5	42.9
DKB	13.0	3.6	31.5	36.4	8.9	0.0	9.1	5.1	9.8	8.3	3.5	0.0	4.4	11.1	30.0	10.0	40.0	42.1	25.0	42.9
ZMB	26.1	8.9	12.5	27.3	28.9	18.8	18.2	20.5	26.8	16.7	15.5	18.8	13.0	33.3	30.0	10.0	40.0	42.1	37.5	42.9
FMB	4.4	1.8	17.8	36.4	11.1	0.0	9.1	0.0	7.3	5.6	3.5	18.8	8.7	0.0	20.0	10.0	16.0	21.1	37.5	42.9
EKB	4.4	1.8	26.7	36.4	11.1	0.0	9.1	0.0	7.3	5.6	3.5	12.5	8.7	0.0	20.0	10.0	20.0	26.3	37.5	42.9
FRC	8.7	7.1	3.9	27.3	8.9	0.0	0.0	0.0	2.4	2.8	0.0	18.8	4.4	0.0	30.0	10.0	24.0	31.6	37.5	42.9
PAC	4.4	12.5	11.8	36.4	20.0	25.0	36.4	2.6	12.2	11.1	-1.7	37.5	26.1	0.0	30.0	10.0	12.0	26.3	37.5	42.9
OCC	26.1	16.1	9.1	36.4	31.1	31.3	36.4	10.3	19.5	19.4	15.5	37.5	34.8	22.2	40.0	20.0	40.0	26.3	37.5	42.9
M9/WFB	13.0	1.8	16.0	27.3	20.0	0.0	18.2	0.0	9.8	2.8	1.7	12.5	8.7	0.0	10.0	10.0	16.0	10.5	37.5	28.6
WMH	13.0	3.6	4.7	36.4	17.8	0.0	18.2	2.6	14.6	-8.3	10.3	25.0	4.4	33.3	10.0	0.0	28.0	36.8	25.0	42.9
JUB	30.4	19.6	20.2	36.4	37.8	25.0	18.2	30.8	29.3	19.4	19.0	12.5	17.4	33.3	40.0	30.0	40.0	36.8	37.5	42.9
XML	34.8	19.6	13.5	36.6	28.9	12.5	27.3	28.2	31.7	33.3	29.3	37.5	3.4	44.4	20.0	40.0	40.0	42.1	37.5	42.9
FOL	34.8	17.9	7.9	36.4	37.8	25.0	27.3	28.2	39.0	36.1	25.9	43.8	43.4	44.4	40.0	40.0	44.0	26.3	37.5	42.9
FOB	30.4	21.4	23.5	18.2	35.6	31.3	27.3	28.2	36.6	30.6	27.6	43.8	43.4	33.3	40.0	40.0	40.0	36.8	37.5	42.9
Total	17.8	11.0	13.6	31.0	24.8	14.2	22.1	14.0	17.5	14.5	11.2	23.8	21.0	22.5	29.7	12.8	29.7	28.1	35.5	38.0

Tabla 7.5. Prueba de t entre una de las medias de variables craneofaciales imputadas y sin imputar para la muestra Tequendama.

Medida	Media Imputado	Media original	Valor t	Valor P
GOL	181.0	181.5	-0.151	0.880
NOL	178.8	178.8	-0.023	0.918
BNL	96.0	99.1	-1.183	0.253
BBH	131.5	132.3	-0.535	0.589
XCB	132.8	132.3	0.263	0.795
XFB	100.8	100.8	0.0	1.000
ZYB	114.1	115.2	-0.294	0.771
AUB	126.0	126.2	-0.082	0.935
WCB	69.3	70.7	-0.522	0.608
ASB	112.2	111.0	0.503	0.620
BPL	94.0	99.8	-1.011	0.326
NPH	65.8	65.8	0.0	1.000
NLH	50.9	50.9	0.0	1.000
NLB	25.4	25.4	0.0	1.000
MAB	59.0	59.0	0.0	1.000
MDH	29.1	29.2	-0.046	0.963
MDB	14.2	14.2	0.062	0.950
OBH	35.7	35.7	0.0	1.000
OBB	42.2	42.2	0.0	1.000
DKB	24.1	24.1	0.0	1.000
ZMB	99.4	97.4	0.669	0.511
FMB	104.0	104.0	0.0	1.000
EKB	95.1	95.1	0.0	1.000
FRC	110.8	110.8	0.0	1.000
PAC	113.6	113.7	-0.046	0.963
OCC	99.6	101.2	-0.671	0.510
M9/WFB	91.3	92.0	-0.342	0.736
WMH	23.8	23.8	0.0	1.000
JUB	114.4	115.3	-0.330	0.745
XML	54.2	54.6	-0.384	0.705
FOL	34.1	33.5	0.521	0.608
FOB	29.0	28.6	0.527	0.604

Tabla 7.6. Prueba de Shapiro-wilk para la distribución normal de las medidas craneométricas analizadas

Medida	Shapiro-Wilk W	Valor P
GOL	0.995	0.318
NOL	0.997	0.702
BNL	0.992	0.097
BBH	0.990	0.079
XCB	0.991	0.184
XFB	0.997	0.785
ZYB	0.990	0.074
AUB	0.994	0.456
WCB	0.992	0.093
ASB	0.994	0.442
BPL	0.993	0.110
NPH	0.994	0.553
NLH	0.993	0.098
NLB	0.996	0.558
MAB	0.982	0.042
MDH	0.978	0.022
MDB	0.983	0.058
OBH	0.992	0.089
OBB	0.993	0.153
DKB	0.995	0.456
ZMB	0.996	0.586
FMB	0.994	0.471
EKB	0.995	0.582
FRC	0.997	0.705
PAC	0.993	0.182
OCC	0.992	0.085
M9/WFB	0.998	0.860
WMH	0.990	0.068
JUB	0.991	0.074
XML	0.983	0.051
FOL	0.983	0.057
FOB	0.982	0.044

Tabla 7.7. Prueba homogeneidad de la varianza de Levene entre muestras.

Medida	Efecto SC	Error SC	F (gl 19,484)	Valor p
GOL	0.002387	0.003033	0.786903	0.723746
NOL	0.003241	0.003044	1.064700	0.384796
BNL	0.004656	0.002729	1.072798	0.060910
BBH	0.003469	0.002780	1.267062	0.383123
XCB	0.004760	0.003456	1.377403	0.132104
XFB	0.004199	0.003963	1.059543	0.390503
ZYB	0.004306	0.002695	1.597863	0.052336
AUB	0.002249	0.003958	1.277056	0.103929
WCB	0.003189	0.001897	1.386165	0.201776
ASB	0.001020	0.002939	1.007861	0.301625
BPL	0.002907	0.004374	0.664563	0.854423
NPH	0.002454	0.001926	1.393816	0.200984
NLH	0.001829	0.001128	1.221442	0.407080
NLB	0.000559	0.000308	1.114213	0.109000
MAB	0.001807	0.001989	0.908502	0.572475
MDH	0.000741	0.000968	0.766147	0.748119
MDB	0.000318	0.000262	1.212433	0.241904
OBH	0.001101	0.000459	1.397617	0.160154
OBB	0.001149	0.000419	0.738840	0.119789
DKB	0.000279	0.000337	0.825710	0.676593
ZMB	0.002396	0.001946	1.745127	0.206517
FMB	0.001014	0.000945	1.072713	0.376014
EKB	0.000880	0.000763	1.152834	0.294518
FRC	0.003101	0.001903	1.629193	0.405458
PAC	0.010175	0.004061	0.505550	0.465259
OCC	0.004607	0.003181	1.448028	0.099518
M9/WFB	0.001251	0.001325	0.943794	0.528118
WMH	0.000958	0.000485	1.976618	0.238407
JUB	0.002133	0.001591	1.340736	0.152198
XML	0.004415	0.001202	1.671376	0.064589
FOL	0.002527	0.000941	0.686429	0.099851
FOB	0.002492	0.000673	2.700863	0.068536

Tabla 7.8. Nivel de correlación entra cada variable (radios de Mosimann y residuos) y la media geométrica

Variable	R ²	R	Valor P	R ²	R	Valor P
<i>Radios de Mosimann</i>			<i>Residuos</i>			
GOL*MG	0.061	-0.248	0.000	0.000	0.000	1.000
NOL*MG	0.079	-0.281	0.000	0.000	0.000	1.000
BNL*MG	0.014	-0.192	0.007	0.000	0.000	1.000
BBH*MG	0.018	-0.136	0.002	0.000	0.000	1.000
XCB*MG	0.023	-0.152	0.000	0.000	0.000	1.000
XFB*MG	0.003	-0.063	0.176	0.000	0.000	1.000
ZYB*MG	0.000	0.001	0.969	0.000	0.000	1.000
AUB*MG	0.000	0.002	0.960	0.000	0.000	1.000
WCB*MG	0.000	0.003	0.939	0.000	0.000	1.000
ASB*MG	0.051	-0.226	0.000	0.000	0.000	1.000
BPL*MG	0.047	0.086	0.124	0.000	0.000	1.000
NPH*MG	0.021	0.147	0.009	0.000	0.000	1.000
NLH*MG	0.008	0.091	0.004	0.000	0.000	1.000
NLB*MG	0.000	0.029	0.680	0.000	0.000	1.000
MAB*MG	0.002	0.050	0.262	0.000	0.000	1.000
MDH*MG	0.077	0.278	0.000	0.000	0.000	1.000
MDB*MG	0.073	0.271	0.000	0.000	0.000	1.000
OBH*MG	0.054	-0.234	0.000	0.000	0.000	1.000
OBB*MG	0.021	-0.147	0.009	0.000	0.000	1.000
DKB*MG	0.031	0.177	0.006	0.000	0.000	1.000
ZMB*MG	0.041	0.203	0.004	0.000	0.000	1.000
FMB*MG	0.010	-0.104	0.01	0.000	0.000	1.000
EKB*MG	0.007	-0.081	0.04	0.000	0.000	1.000
FRC*MG	0.049	-0.222	0.000	0.000	0.000	1.000
PAC*MG	0.030	-0.173	0.009	0.000	0.000	1.000
OCC*MG	0.087	-0.295	0.000	0.000	0.000	1.000
M9/WFB*MG	0.005	-0.071	0.107	0.000	0.000	1.000
WMH*MG	0.048	0.219	0.006	0.000	0.000	1.000
JUB*MG	0.004	0.070	0.116	0.000	0.000	1.000
XML*MG	0.003	0.059	0.184	0.000	0.000	1.000
FOL*MG	0.003	-0.056	0.290	0.000	0.000	1.000
FOB*MG	0.000	0.013	0.757	0.000	0.000	1.000

Tabla 7.9. Prueba ANOVA entre las medidas craneométricas estandarizadas y no-estandarizadas y el factor deformación.

Medida	SC	GL	CM	F	Valor P	SC	GL	CM	F	Valor P
	<i>Variables sin estandarizar</i>					<i>Variables estandarizadas</i>				
GOL	34922.8	1	34922.8	569.4	0.00	6.812	1	6.812	491.9	0.00
NOL	29560.4	1	29560.4	505.2	0.00	5.733	1	5.733	416.4	0.00
BNL	2781.2	1	2781.2	67.5	0.00	0.507	1	0.507	65.8	0.00
BBH	822.2	1	822.2	14.7	0.00	0.122	1	0.122	12.4	0.00
XCB	12414.6	1	12414.6	179.0	0.00	2.826	1	2.826	227.3	0.00
XFB	7582.0	1	7582.0	103.6	0.00	1.727	1	1.727	133.3	0.00
ZYB	1013.4	1	1013.4	21.2	0.00	0.270	1	0.270	39.2	0.00
AUB	1076.4	1	1076.4	15.2	0.00	0.294	1	0.294	26.3	0.00
WCB	1164.7	1	1164.7	33.7	0.00	0.285	1	0.285	48.3	0.00
ASB	1480.0	1	1480.0	29.7	0.00	0.378	1	0.378	37.6	0.00
BPL	663.4	1	663.4	11.2	0.00	0.100	1	0.100	9.0	0.00
NPH	8.6	1	8.6	0.3	0.61	0.000	1	0.000	0.0	0.94
NLH	4.3	1	4.3	0.2	0.64	0.000	1	0.000	0.0	0.97
NLB	2.0	1	2.0	0.4	0.55	0.001	1	0.001	1.2	0.28
MAB	433.7	1	433.7	11.8	0.00	0.115	1	0.115	17.4	0.00
MDH	249.3	1	249.3	11.9	0.00	0.044	1	0.044	11.8	0.00
MDB	27.6	1	27.6	6.4	0.01	0.005	1	0.005	5.8	0.02
OBH	0.0	1	0.0	0.0	0.96	0.001	1	0.001	0.4	0.52
OBB	45.3	1	45.3	6.3	0.01	0.014	1	0.014	11.0	0.00
DKB	10.6	1	10.6	1.6	0.20	0.004	1	0.004	3.5	0.06
ZMB	475.3	1	475.3	10.4	0.00	0.136	1	0.136	23.0	0.00
FMB	255.6	1	255.6	11.9	0.00	0.083	1	0.083	32.0	0.00
EKB	214.0	1	214.0	11.1	0.00	0.070	1	0.070	29.6	0.00
FRC	685.5	1	685.5	21.3	0.00	0.103	1	0.103	17.3	0.00
PAC	7517.3	1	7517.3	108.3	0.00	1.432	1	1.432	99.0	0.00
OCC	103.7	1	103.7	2.5	0.12	0.009	1	0.009	1.0	0.32
M9/WFB	800.5	1	800.5	29.2	0.00	0.208	1	0.208	50.6	0.00
WMH	49.1	1	49.1	5.9	0.02	0.008	1	0.008	5.5	0.02
JUB	1016.7	1	1016.7	24.4	0.00	0.275	1	0.275	54.7	0.00
XML	81.1	1	81.1	4.2	0.04	0.011	1	0.011	3.3	0.07
FOL	8.6	1	8.6	0.7	0.42	0.001	1	0.001	0.2	0.63
FOB	0.4	1	0.4	0.0	0.85	0.000	1	0.000	0.0	0.91

Tabla 10. Prueba ANOVA entre las medidas craneométricas estandarizadas y no-estandarizadas y el factor sexo.

Medida	SC	GL	CM	F	Valor P	SC	GL	CM	F	Valor P
	<i>Variables sin estandarizar</i>					<i>Variables estandarizadas</i>				
GOL	379.5	1	379.5	2.92	0.09	0.337	1	0.337	12.598	0.00
NOL	173.7	1	173.7	1.48	0.22	0.438	1	0.438	18.010	0.00
BNL	447.9	1	447.9	9.77	0.00	0.033	1	0.033	3.869	0.05
BBH	457.4	1	457.4	8.05	0.00	0.125	1	0.125	12.664	0.00
XCB	1210.1	1	1210.1	13.20	0.00	0.034	1	0.034	1.881	0.17
XFB	319.4	1	319.4	3.64	0.06	0.096	1	0.096	5.927	0.02
ZYB	2793.7	1	2793.7	63.00	0.00	0.031	1	0.031	4.263	0.04
AUB	3516.8	1	3516.8	53.18	0.00	0.051	1	0.051	4.357	0.04
WCB	969.5	1	969.5	27.74	0.00	0.008	1	0.008	1.216	0.27
ASB	603.2	1	603.2	11.69	0.00	0.041	1	0.041	3.858	0.05
BPL	235.4	1	235.4	3.91	0.05	0.070	1	0.070	6.251	0.01
NPH	1358.7	1	1358.7	45.24	0.00	0.043	1	0.043	8.278	0.00
NLH	554.3	1	554.3	29.73	0.00	0.010	1	0.010	2.827	0.09
NLB	22.8	1	22.8	4.26	0.04	0.003	1	0.003	3.385	0.07
MAB	1621.0	1	1621.0	47.07	0.00	0.073	1	0.073	10.835	0.00
MDH	601.6	1	601.6	29.72	0.00	0.046	1	0.046	12.288	0.00
MDB	166.5	1	166.5	40.97	0.00	0.014	1	0.014	18.933	0.00
OBH	66.6	1	66.6	10.08	0.00	0.004	1	0.004	2.550	0.11
OBB	132.0	1	132.0	18.96	0.00	0.002	1	0.002	1.346	0.25
DKB	232.7	1	232.7	38.40	0.00	0.009	1	0.009	8.626	0.00
ZMB	2745.0	1	2745.0	66.43	0.00	0.071	1	0.071	11.753	0.00
FMB	952.4	1	952.4	47.38	0.00	0.006	1	0.006	2.074	0.15
EKB	753.8	1	753.8	41.41	0.00	0.007	1	0.007	2.754	0.10
FRC	605.8	1	605.8	18.70	0.00	0.036	1	0.036	5.860	0.02
PAC	101.1	1	101.1	1.20	0.27	0.162	1	0.162	9.532	0.00
OCC	43.0	1	43.0	1.03	0.31	0.151	1	0.151	16.674	0.00
M9/WFB	277.3	1	277.3	9.76	0.00	0.052	1	0.052	11.831	0.00
WMH	170.0	1	170.0	20.88	0.00	0.005	1	0.005	3.380	0.07
JUB	2218.1	1	2218.1	56.46	0.00	0.010	1	0.010	1.844	0.18
XML	629.4	1	629.4	34.19	0.00	0.011	1	0.011	3.178	0.08
FOL	37.9	1	37.9	2.91	0.09	0.007	1	0.007	2.784	0.10
FOB	0.4	1	0.4	0.04	0.85	0.018	1	0.018	9.562	0.00

Tabla 7.11. Evaluación de la correspondencia entre dos secciones de medición empleando una prueba *t-student* y ANOVA (variables crudas en mm).

Medida	Media sección 1	Media sección 2	Valor t	Valor p	SC	gl	CM	F	Valor P
	<i>Prueba t-student</i>					<i>ANOVA entre ambas secciones</i>			
GOL	174.5	174.0	0.264	0.792	0.98	1	0.98	0.02	0.89
NOL	173.2	172.5	0.367	0.715	0.04	1	0.04	0.00	0.98
BNL	98.7	97.5	0.658	0.513	16.46	1	16.46	0.43	0.52
BBH	136.5	137.0	-0.329	0.743	5.63	1	5.63	0.36	0.55
XCB	135.1	135.1	-0.005	0.995	2.37	1	2.37	0.13	0.72
XFB	112.4	112.6	-0.090	0.928	6.18	1	6.18	0.12	0.73
ZYB	119	119.3	-0.266	0.791	10.54	1	10.54	0.52	0.48
AUB	129.2	129.3	-0.611	0.544	26.95	1	26.95	0.87	0.36
WCB	74.8	75.0	-0.181	0.856	0.37	1	0.37	0.03	0.86
ASB	108.1	108.6	-0.249	0.769	4.86	1	4.86	0.17	0.69
BPL	94.7	93.6	0.471	0.639	24.42	1	24.42	0.46	0.50
NPH	67.4	67.7	-0.297	0.767	0.54	1	0.54	0.04	0.85
NLH	50.0	50.5	-0.256	0.798	0.05	1	0.05	0.00	0.95
NLB	24.3	24.0	-0.104	0.917	0.15	1	0.15	0.05	0.83
MAB	66.8	66.2	0.467	0.642	7.28	1	7.28	0.36	0.55
MDH	27.8	27.9	-0.041	0.966	0.26	1	0.26	0.02	0.90
MDB	13.8	14.0	-0.436	0.664	2.36	1	2.36	0.43	0.52
OBH	37.1	37.4	-0.080	0.850	0.01	1	0.01	0.00	0.95
OBB	42.8	43.5	-0.100	0.747	2.21	1	2.21	0.45	0.51
DKB	25.0	25.5	-0.158	0.800	0.02	1	0.02	0.00	0.95
ZMB	98.4	98.8	-0.374	0.710	0.03	1	0.03	0.00	0.96
FMB	104.4	104.4	0.00	1.000	3.87	1	3.87	0.19	0.66
EKB	96.1	96.1	0.00	1.000	0.19	1	0.19	0.02	0.89
FRC	110.8	110.8	0.00	1.000	2.91	1	2.91	0.13	0.72
PAC	110.7	111.3	-0.245	0.807	25.67	1	25.67	0.63	0.43
OCC	97.5	97.8	-0.192	0.848	14.10	1	14.10	0.52	0.48
M9/WFB	92.2	93.5	0.450	0.655	16.38	1	16.38	1.00	0.32
WMH	23.2	24.1	0.556	0.462	8.89	1	8.89	1.81	0.19
JUB	119.4	118.5	0.755	0.454	1.94	1	1.94	0.13	0.72
XML	53.5	53.6	-0.168	0.867	1.03	1	1.03	0.30	0.58
FOL	33.6	33.2	0.212	0.832	0.99	1	0.99	0.22	0.65
FOB	27.0	27.2	-0.755	0.453	0.37	1	0.37	0.13	0.72

VII.5.2. Model free: Historia poblacional Holocénica del Norte de los Andes

En las tablas 7.12-7.14 y las figuras 7.3-7.5 se presentan los resultados de los ACP. En el presente estudio se conservaron y se analizaron los componentes principales con un autovalor mayor a uno siguiendo el criterio conservador de Kaiser (Powell y Neves, 1999). Asimismo los autovectores fueron considerados significativos dependiendo de la estructura de los datos. Así el valor de corte de significación varió de 0,3 a 0,5 (tanto positivo como negativo). La tabla 7.12 y la figura 7.3 muestran el ACP entre todos los grupos. Para este análisis específico se agruparon las muestras Muiscas ya sean de Bogotá o de Boyacá bajo un mismo rotulo así como las muestras del Valle del Cauca tanto del periodo temprano como tardío. Se conservaron 5 componentes que explican el 52,4% del total de la varianza. De acuerdo con el gráfico de dispersión los dos primeros componentes (31,7% de la varianza) muestran que la variación craneofacial en el Norte de los Andes se estructura siguiendo varios factores entre ellos tiempo,

economía y geografía. El CP1 (23% de la varianza) se correlacionó con 16 variables de las cuales 7 presentaron autovectores positivos significativos ($\geq 0,3$) y 9 autovectores negativos significativos ($\geq -0,3$). Los autovectores positivos definen a los grupos con cronologías anteriores a los 3500 ^{14}C AP cazadores-recolectores con una bóveda alargada y robusta y caras angostas sobre todo en la región facial superior mientras que los autovectores negativos caracterizan a los grupos tardíos con economías agrícolas los cuales presentan un neurocráneo corto (achatado) y grácil aunque ancho en la parte facial, frontal y occipital. La figura 7.3 muestra que los primeros se ubican en el lado derecho y positivo del gráfico de dispersión y los últimos en el lado izquierdo y negativo. Las elipses del 90% de probabilidad muestran la distribución relativamente acotada de los individuos tempranos y altamente dispersa de los tardíos al mismo tiempo que los centroides muestrales refuerzan la diferenciación cronológica y económica a lo largo del CP1. La estructura de este componente sugiere que durante el Holoceno hubo transformaciones importantes a nivel craneofacial las cuales se agudizaron a partir del Holoceno. Aparte el CP2 (8.7% de la varianza) se correlacionó significativamente con 7 variables 6 con autovectores negativos y 1 con un autovector positivo. Los negativos representan a individuos con un cráneo alto y una serie modificaciones que comprometen a la base del cráneo y su relación con el nivel de prognatismo, el ángulo de la base y la amplitud del occipital en este caso grupos del Holoceno tardío del Sur occidente de Colombia. La variable con un autovector positivo referente a la altura de la nariz posee altos valores en grupos tempranos y tardíos de la Sabana de Bogotá, la Cordillera Oriental y el sur de Colombia todos habitantes de tierras altas. De hecho es posible sugerir que el CP2 indica un patrón de diferenciación más o menos claro si tenemos en cuenta solo a los grupos tardíos es decir el suroccidente de Colombia vs la Cordillera Oriental, el centro, el Noroccidente y el Norte. El CP3 (7,5 % de la varianza) se comporta muy similar al CP2 sugiriendo cambios similares donde los autovectores negativos definen morfologías con caras anchas, retraídas y flexión de la base del cráneo y positivos caras y narices altas. El CP4 (7., % de la varianza) se asoció con cinco variables tres con autovectores negativos y dos positivos. Los primeros representan a grupos con caras anchas y bóvedas cortas (tardíos de todas las regiones) y los últimos grupos con base anterior/cara y occipital alargados (grupos tempranos incluyendo Herrera del Holoceno tardío final). Los cambios en la longitud medial basal (ángulo de la base), la retracción de la cara y longitud-ancho del maxilar han sido atribuidos a respuestas producidas por estrés mecánico sobre los músculos masetero y temporal relacionados con la masticación y la forma de preparación de algunos alimentos (Lieberman, 2011). Finalmente, el CP5 presentó 6 variables con autovectores significativos 4 positivos y 2 negativos. Las variables con autovectores positivos presentaron coeficientes bajos que reflejan cráneos largos y angostos (grupos tempranos como en CP1) mientras que las que presentaron autovectores negativos reflejan una base anterior y bóveda corta (la mayoría de grupos tardíos).

Debido a que es informador evaluar por separado la diversidad craneofacial de los principales grupos cronológicos aquí investigados también se hicieron ACP dividiendo la muestra total en grupos pre-3000 ¹⁴C AP y post-2500 ¹⁴C AP. Los resultados se vuelcan en la tabla 7.13 y la figura 7.4 los cuales revelaron diferencias interesantes entre el Holoceno temprano/medio y el Holoceno medio y Holoceno tardío inicial. Los primeros 6 componentes explicaron el 57,1% de la varianza. El CP1 (17% de la varianza) se correlacionó con 6 variables de las cuales 4 poseen autovectores negativos significativos ($\geq 0,4$) y 2 positivos significativos ($\geq 0,4$). Las variables con coeficientes positivos sugieren cambios en la base y la cara (anchos) mientras que las variables con coeficientes negativos indican la importancia de la longitud y ancho de la bóveda así como el ángulo de la base. Esta morfología caracteriza a la muestra del Holoceno temprano/medio y se relaciona con los rasgos típicos de paleoamericanos es decir cráneos dolicocefalos y angostos con marcado prognatismo y base alargada. Aún así en las muestras tardías también se observan cambios en la región facial aunque también en la base, aumento de la globularidad del neurocráneo y de manera interesante se resalta el incremento del tamaño del mastoides. Esta morfología se relaciona con grupos del Holoceno medio y tardío inicial y revela transformaciones ocurridas en momentos posteriores al Holoceno medio. El CP2 (11,3% de la varianza) muestra una estructura un poco más compleja donde 5 variables con autovectores significativos fueron identificados de los cuales 3 poseen coeficientes negativos y 2 positivos. Los negativos caracterizan al ancho de la región facial media y el incremento de globularidad del neurocráneo y los positivos definen la altura facial y longitud occipital. Diferente al CP1 este no diferencia entre la muestra del Holoceno temprano y las del Holoceno medio y tardío inicial sino que tiende a resaltar las diferencias generadas a partir del Holoceno medio. Esto indicaría que hubo cambios en la morfología craneofacial en ese momento. Los CP3-4 (9% y 7,8% de la varianza respectivamente) caracterizan el ancho del neurocráneo y occipital (coeficientes negativos) y la longitud de la base (coeficientes positivos). Los CP5-6 (6.1% y 5.8% de la varianza respectivamente) el primero se relaciona con el ancho del neurocráneo y de la región facial media y el segundo con la altura craneal y de la región nasal, ángulo de la base, ancho del maxilar y el ancho de la región facial inferior. La figura 7.4 ejemplifica bastante bien las diferencias vistas en los dos primeros CP ya que tiende a reflejar diferencias entre los grupos del Holoceno temprano medio y las del Holoceno medio/ Holoceno tardío inicial. Las elipses del 90% de probabilidad muestran la mayor dispersión de la muestra HTM y la distribución más acotada de los grupos HM y HTI. Los centroides también muestran diferencias en los tres grupos donde de hecho los centroides del HM y HTI poseen gran similitud al mismo tiempo que se diferencian del HTM.

Finalmente, el ACP (51% de la varianza) analizando solo a los individuos tardíos se presenta en la tabla 7.14 y la figura 7.5 donde se retuvieron los 5 primeros CPs. El CP1 (19% de la

variación) tiende a diferenciar a grupos con un neurocráneo corto, orbitas bajas y menor longitud medial facial y del foramen mágnum como los del Valle del Cauca y Nariño (suroccidente de Colombia) y el patrón opuesto en Chibcha hablantes de la Cordillera Oriental menos los muisca de la Sabana de Bogotá. Ese mismo CP diferencia a otros grupos con un cráneo alto y un neurocráneo, base y región facial media ancha como los grupos del Valle del Cauca y el patrón contrario entre todos los demás grupos. El CP2 (9,8% de la varianza) no es tan homogéneo y caracteriza a individuos con cráneos altos, mayor longitud medial facial y basal media así como ancho del neurocráneo. El CP3 total (8,3% de la varianza) solo caracteriza a grupos con la base media y región facial media angosta (muisca y Cordillera Oriental. El CP4 total (7,4% de la varianza) por otro lado define morfologías con mayor ángulo de la base y longitud facial y basal media así como mayor longitud del parietal (globularidad). El CP5 (6,3% de la varianza) también refleja patrones diferentes donde se resaltan diferencias en el neurocráneo. Los grupos que se caracterizan por altos valores de longitud/ancho del neurocráneo pertenecen a la Sabana de Bogotá y el patrón opuesto en el Valle del Cauca y la Costa Atlántica mientras que el ancho del mastoides/altura orbital es mayor en grupos de la Cordillera y algunos muisca y el patrón contrario se evidencia en el Valle. Al igual que en el ACP total y como se aprecia en la figura 7.5 este análisis muestra una diferenciación coincidente con la geografía y la diversidad lingüística donde grupos con lenguas Karib y Chibcha (norte y noroccidente de Colombia) se diferencian de grupos con lenguas del suroccidente (Valle) y Quillacinga del sur de Colombia. Los centroides y las elipses de confianza muestran la superposición entre los clusters que representan dicha división geográfica lo cual revela similitud fenotípica al interior de ellos.

Aparte se llevo a cabo un análisis de funciones discriminantes (AFD) entre las muestras del Norte de los Andes básicamente con dos propósitos 1) para obtener medias de distancia biológica D^2 entre cada par de muestras y 2) para obtener el porcentaje de clasificación correcto por muestra basándose en las probabilidades típicas. Dado que varios grupos tardíos mostraron una relación cercana según los ACPs para este análisis en particular se agruparon siguiendo un criterio lingüístico y/o geográfico. Este procedimiento también aseguro tamaños muestrales más adecuados para los análisis de biodistancias. Así los grupos de la Costa Atlántica y Panche se agruparon bajo su característica lingüística común en karib-hablantes (KAR), los grupos muisca de la Sabana de Bogotá (Bogotá, Portalegre y Soacha) también se agruparon bajo el rotulo muisca de Bogotá (MBOG). La muestra música de Boyacá (MBOY) no se agrupó dado que los ACPs revelaron diferencias importantes respecto a los grupos de la Sabana. Por último todas las muestras del Valle geográfico del río Cauca fueron agrupadas bajo esa característica geográfica (Valle). El AFD entre 12 muestras usando 32 variables craneométricas expresadas como residuos mostró diferencias significativas entre todas las muestras (lambda de Wilks

0,0573 aprox. $F(325,4839)=4.3367$ $p<0,000$). Los resultados se presentan en las tablas 7.15-7.16 y la figura 7.6. En la tabla 7.15 se presentan los autovalores, la proporción de varianza explicada y acumulada y una prueba de χ^2 para evaluar la significación de cada raíz. Las 8 primeras raíces mostraron un valor χ^2 significativo, presentaron los autovalores más altos y expresan el 96% de la dispersión. En la tabla 7.16 se presentan los coeficientes estandarizados para las 32 medidas craneométricas en las tres primeras raíces canónicas cuyos altos valores, independientemente del signo, al igual que con el ACP representan las medidas que discriminan mejor entre grupos. Así la raíz 1 parece discriminar entre grupos con neurocráneos bajos, largos y angostos, base alargada, procesos mastoides anchos y largos, caras angostas y altas, narices altas y largas y con un foramen mágnium largo y ancho. Esta morfología caracteriza a los grupos tempranos como se aprecia en la figura 7.6 y el patrón morfológico contrario define a los grupos tardíos. La raíz dos discrimina entre grupos con cráneos altos y grupos con neurocráneos largos. Finalmente la tercera raíz indica un patrón contrario al de la primera raíz es decir resalta la morfología de los grupos tardíos con cráneos cortos, frentes y narices anchas, procesos mastoides pequeños y delgados así como orbitas anchas mejillas altas y con un foramen mágnium angosto. En la tabla 7.17 se indican los resultados de la clasificación basada en las probabilidades típicas tanto regular como la realizada a través de una técnica de remuestreo (*jackknife*) para cada muestra. Los porcentajes de clasificación correcta regular variaron de 36,4% a 83,2% con un porcentaje promedio de 66,7% mientras que la clasificación *jackknife* varió de 45,4% a 89% con un promedio de 71,7%. En general ambas clasificaciones no difirieron mucho como lo indican los promedios así que el AFD se basa en un alto porcentaje de clasificaciones correctas. En la figura 7.6 se presenta un gráfico de dispersión de las dos primeras raíces mostrando las relaciones entre 12 muestras del Norte de los Andes obtenido a través de un AFD. En general este gráfico es muy similar al ACP empleando el total de los individuos y básicamente diferencia a los grupos tempranos y del Valle del Cauca de los grupos tardíos de la Cordillera Oriental, la Sabana de Bogotá y el Norte de Colombia.

Por último en la tabla 7.18 se muestra la matriz de distancias D^2 y Δ^2 entre cada par de muestras. En general las relaciones evolutivas no difirieron mucho después de hacer la corrección por tamaño muestral. Las afinidades poblacionales se presentan en la figura 7.7 por medio de un análisis de coordenadas principales incluyendo líneas de conectividad (*minimum spanning tree*) figura 7.7A y un árbol consenso *neighbor-joining* con remuestreo (*bootstrap* 5000 iteraciones) figura 7.7B. La matriz y los gráficos muestran una configuración relativamente similar a los análisis factoriales empleados (PCA, AFD) esto es diferenciación entre los grupos tempranos de la Sabana de Bogotá respecto a los demás tardíos de todas las regiones a excepción de los grupos del Valle del Cauca los cuales exhiben alguna similitud y diferenciación entre grupos del Norte de Colombia y chibcha-hablantes de la Cordillera Oriental y la Sabana de Bogotá así

como entre grupos del suroccidente de Colombia. Asimismo los grupos tempranos exhiben diferencias entre sí ya que la muestra del Holoceno temprano medio es estadísticamente diferente de las del Holoceno medio y tardío inicial respectivamente. La muestra del sur de Colombia (Nariño) es un *outlier* respecto a los demás tardíos aunque se conecta con la muestra del Valle como en los demás análisis reflejando alguna relación. Otro aspecto interesante es la relación de los grupos karib-hablantes con grupos Chibcha-hablantes no obstante esto no es sorprendente dado que existen muchos grupos de lengua chibcha en la costa Atlántica de Colombia lo cual sugeriría posiblemente flujo génico. Llama la atención la diferenciación de los grupos Muisca de Boyacá y los Muisca de Bogotá la cual podría explicarse a nivel temporal es decir la muestra de Boyacá pertenece al periodo tardío y algunas de Bogotá al periodo Muisca temprano, no obstante otras explicaciones son posibles como orígenes poblacionales distintos y/o índices de flujo génico diferenciales.

Como se mostró en los análisis anteriores la variación craneofacial en el Norte de los Andes parece estructurarse siguiendo diferentes factores entre ellos tiempo, economía, geografía, afinidad lingüística así como probablemente con variables ambientales (dieta y clima). No obstante hasta este punto no es posible saber que factor o factores explican mayoritariamente la diversidad y cuál es la naturaleza de su interacción. Un paso previo necesario es analizar la estructura espacial de la diversidad morfológica craneofacial lo cual se hizo a través de métodos de autocorrelación espacial empleando autocorrelogramas y el estadístico de correlación I de Moran como se explicó arriba. Se emplearon los promedios de la MG (tamaño) y los componentes principales (forma alométrica) usando los residuos (ver tabla 7.12) de 13 muestras del Norte de los Andes (muestras del Valle del Cauca y Muisca de Bogotá agrupadas). En la tabla 7.19 y la figura 7.8 se presentan los resultados del análisis de autocorrelación espacial. De las 6 clases de distancia las cuatro primeras presentaron la mayor cantidad de pares y por lo tanto son las más confiables. Esto se relaciona con la distribución espacial de las muestras la cual posee un tamaño relativamente pequeño (*ca.* 1100 km). El correlograma del tamaño del cráneo (MG) presentó un valor significativo corregido por Bonferroni ($p=0,03422$) y mostró un patrón de variación clinal parcial (patrón de depresión) que afectó aproximadamente la mitad de la distribución de la región (0-600 km) que se caracteriza por valores positivos y significativos en las primeras clases (150 km) y negativos y significativos en las últimas (600 km). Esto sugiere según la literatura que hay mayor similitud morfológica entre muestras ubicadas a corta distancia y el patrón contrario a mayor distancia geográfica (Barbujani, 2000; Bernal *et al.*, 2010; Perez *et al.*, 2011). Por otro lado la forma alométrica (CP1-5) no mostró estructuración espacial evidenciando un patrón aleatorio de la variación morfológica craneofacial. Por lo tanto es posible inferir que la autocorrelación espacial afecta poco la variabilidad craneométrica en el Norte de los Andes. El único componente que presentó un valor significativo para el

correlograma fue el CP4 7.3% de la variación (corregido por Bonferroni $p=0,04776$) el cual esta correlacionado (autovectores ± 3.0 $p=0.05$) con el ancho de la cara (ZYB), el ancho y largo de la base (AUB, BNL, BPL) y el largo del neurocráneo (PAC, OCC). El coeficiente alto y positivo en el intervalo 3 (300-450 km) indica que los grupos ubicados en ese rango son más similares entre sí que lo esperado por azar. Los CP2 y CP3 presentaron valores de significación cercanos al valor de corte en el primer (0-150) y quinto intervalo (600-750) respectivamente con coeficientes positivos y negativos lo cual indica que de alguna manera los grupos son muy similares en el CP2 y muy diferentes en el CP3 aunque este último está basado en 6 pares únicamente. Aún así ambos correlogramas presentaron valores no significativos por lo cual la estructura espacial es difusa y difícil de interpretar. Aparte se calcularon coeficientes de correlación entre la latitud y la longitud y la MG y los CP1-5. Ninguna comparación produjo valores significativos a excepción de los CP3 y CP4: CP3*latitud $r=-0.741$ $p=0.001$; CP3*longitud $r=-0.741$ $p=0.001$ y CP4*latitud $r=-0.723$ $p=0.001$; CP4*longitud $r=-0.723$ $p=0.001$. El CP3 se correlaciona con la longitud medial facial y basal (BNL, BPL), ancho craneal (ZYB, AUB, ASB, JUB) y con la altura facial y nasal (NPH, NLH) y como se mostró arriba el CP4 se correlaciona con el ancho de la cara, ancho y largo de la base y el largo del neurocráneo. Esto junto con los correlogramas indica que probablemente parte de la variación morfológica craneofacial en el Norte de los Andes varia en dirección sur-norte y oeste-este fijando un patrón similar al de aislamiento por distancia. Dado que el análisis de autocorrelación indica a nivel general que la variación craneofacial en forma alométrica está poco influenciada por la estructura espacial se emplearon análisis de correlación de matrices para evaluar en forma complementaria el efecto de la geografía, el clima así como del tiempo y de la variación lingüística sobre la diversidad craneofacial. En las tablas 7.20-7.23 se presentan los resultados de las pruebas de Mantel y Smouse-Long-Sokal donde se evalúan los factores mencionados. Cuando se investigó el papel de la geografía y el clima empleando todos los grupos sobre la variación craneométrica la correlación fue no significativa lo cual corrobora el análisis de autocorrelación espacial (Tabla, 7.19). El tiempo por otro lado si parece estar correlacionado significativamente con la variación morfológica tal y como se ve en los análisis de componentes principales, funciones discriminantes y de biodistancias (D^2 y Δ^2) donde las muestra tempranas tienden a diferenciarse de las tardías (Tabla 7.20). Cuando tanto la geografía como el tiempo y el clima se mantuvieron constantes los resultados varían, es decir no solo el primero sino también el clima explican parte de la diferenciación (Tabla 7.22-7.23). Una mirada detallada muestra que el tiempo es el factor más importante en la diferenciación morfológica vista en la región y al mantener los efectos de la geografía y el clima constantes el coeficiente se incrementa mostrando que tanto la geografía como el clima también influyen la diversificación morfológica aunque en menor medida. A parte cuando se investigó únicamente a los grupos tardíos la diversidad biológica, lingüística y climática están correlacionadas lo cual

corroborar los análisis previos donde las muestras tardías se agrupan según su afinidad lingüística (diferencian a Macro-Carib (CA-PAN) de Chibcha-Paez (Chibchas de la Sabana de Bogotá y Cordillera Oriental y Andes del sur) y distribución geográfica la cual está parcialmente influenciada por el clima. De manera interesante la distancia lingüística y la geográfica presentan el mejor ajuste lo cual sugiere que la relación espacial vista entre los grupos tardíos no se explica tanto por similitud fenotípica sino por similitud lingüística lo cual está de acuerdo con los resultados aquí expuestos (Tabla, 7.21). El coeficiente de correlación bajo pero significativo entre la matriz lingüística y climática sugiere alguna importancia de la clima en la diferenciación lo cual está probablemente relacionado con la distribución geográfica. La correlación entre la distancia biológica y la climática manteniendo constante el tiempo fue significativa indicando que posterior a los 3000 años ^{14}C AP parte de la diferenciación morfológica se relaciona con la diversidad climática (Tabla, 7.23). Un análisis adicional de correlación entre la distancia geográfica y la diversidad craneométrica entre los grupos tardíos (Figura, 7.9) corrobora la prueba de mantel donde se observa que a menor distancia geográfica no necesariamente hay valores bajos de distancia biológica aunque hay una leve tendencia hacia el incremento de la distancia geográfica y biológica. El coeficiente r^2 es bajo y no significativo (0,137) y el r de Pearson es solo marginalmente significativo (0,377 $p < 0,02$). Esta tendencia geográfica poco clara se ve reflejada en los mapas de interpolación los cuales muestran que para el tamaño (Figura, 7.10) y la forma (Figura, 7.11) craneofacial los valores más altos para el tamaño son los de los grupos tempranos de la Sabana de Bogotá y tardíos del Valle del Cauca y los más bajos en la periferia básicamente en el sur, nororiente y norte de Colombia. Respecto a la forma existe un patrón relativamente similar con valores altos entre los grupos tempranos de la Sabana de Bogotá y la Cordillera Oriental y valores bajos en el Suroccidente (Nariño, Valle del Cauca), nororiente y norte de Colombia a lo largo del CP1. La tendencia vista en ambos mapas de interpolación sugiere que aún en la dimensión espacial la diferencia más notoria se da entre los grupos tempranos de la Sabana y los tardíos de la misma región así como del resto del Norte de los Andes dado que presentan morfologías disímiles y en muchos aspectos opuestas.

En la tabla 7.24 se presentan los resultados de una prueba ANOVA evaluando los factores periodo (Holoceno temprano/medio, Holoceno medio, Holoceno tardío inicial y Holoceno tardío final) y economía (cazador-recolector, agricultor incipiente y agricultor intensivo). Ambos factores poseen efectos globales significativos periodo (Wilks=0.284; $F=6.03$; $gl=96$; $p=0.000$) y economía (Wilks=0.365; $F=7.61$; $gl=64$; $p=0.000$) lo cual indica que efectivamente explican parte de la diversidad craneofacial en la región de estudio. La prueba de variabilidad intragrupal del modelo versus la variabilidad intragrupal residual (Tabla 7.24) mostró que diferentes variables se ven afectadas por los factores analizados pero de forma similar lo cual indica que no es posible diferenciar si la economía y/o la cronología o una interacción compleja

entre ambos explica mejor la variación. Si bien el tiempo es un factor preponderante en la diversificación morfológica como se vio previamente, la economía es más difícil de explicar. Para tener una idea más clara del papel de factores ambientales (dieta y clima) sobre la morfología craneofacial en las tablas 7.25-7.26 se presentan los resultados del análisis de autoregresión espacial. Básicamente muestran que las variables predictoras relacionadas con la dieta poseen el mayor y más significativo efecto sobre la diversidad en forma alométrica pero no sobre el tamaño, donde sus pendientes fueron mayores que las de las variables relacionadas con el clima. La falta de asociación entre el tamaño y la dieta es muy interesante ya que muestra que en la región los cambios en subsistencia tuvieron poco efecto sobre el incremento o disminución del tamaño craneofacial. Respecto a la forma el consumo diferencial de proteínas, carbohidratos y la consistencia de los alimentos consumidos tuvo un efecto global importante sobre la variación craneofacial donde los dos primeros componentes son los que muestran el mejor ajuste. Una mirada a la tabla 7.12 muestra que el CP1 se correlaciona con la longitud y altura del cráneo así como con el ancho del neurocráneo y la cara mientras que el CP2 se correlaciona con el largo y ancho de la base y la altura de la nariz. El consumo de carbohidratos y proteínas y parcialmente la consistencia de los alimentos explican entre el 40% y 60% de la variación en forma alométrica. El consumo de proteínas ($\delta^{15}\text{N}$) y la consistencia de los alimentos se relacionaron marginalmente con los CP4 y CP5 respectivamente los cuales están correlacionados con el ancho de la cara y la longitud de la base y la bóveda. Respecto a las variables climáticas la única que presentó una asociación significativa fue la precipitación relativamente con el CP1 y mayoritariamente con el CP5 los cuales se correlacionaron con casi las mismas variables craneofaciales, es decir la longitud y altura del cráneo así como con el ancho del neurocráneo y la cara. No obstante las pendientes son menores que las de las variables relacionadas con la dieta. La fuerte asociación entre el CP5 y la precipitación es interesante ya que muestra que al menos una parte de la diversidad en forma alométrica (<6.0%) se explica por el ambiente lo cual es coherente con el mosaico de escenarios ambientales que caracterizan al Norte de los Andes. La tabla 7.27 sugiere ausencia de multicolinealidad entre las variables relacionadas con la dieta y con el clima, no obstante detectó una fuerte multicolinealidad entre variables relacionadas con la dieta ($\delta^{13}\text{C}$ con caries y consistencia) y entre las variables climáticas (temperatura media anual con precipitación y altitud) lo cual no es inesperado y refleja su nivel de covariación en la región de estudio. Este resultado si bien afecta de alguna manera los resultados (es decir redistribuye asimétricamente el peso de cada variable en el modelo) el error no es significativo y simplemente sugiere que toda asociación significativa entre alguna variable de tamaño y/o forma con $\delta^{13}\text{C}$ también se relaciona con la caries aunque en forma opuesta debido al signo negativo de la correlación y la consistencia y viceversa en el caso de la dieta y con temperatura se relaciona con la precipitación y la altitud en el caso del clima. Aún así llama la atención la correlación entre la consistencia de los alimentos y la

temperatura medial anual con un valor r alto aunque no significativo que indicaría que la consistencia varía relativamente de acuerdo con la temperatura y la altitud.

Tabla 7.12 ACP (52.4% de la varianza) entre grupos del Norte de los Andes

Variable/ CP	CP1 23% var*	CP2 8.7% var	CP3 7.5% var	CP4 7.3% var	CP5 5.8% var
GOL	<u>0.84</u>	0.13	0.12	-0.02	<u>0.30</u>
NOL	<u>0.81</u>	0.12	0.12	-0.04	<u>0.39</u>
BNL	<u>0.42</u>	-0.47	-0.32	-0.29	0.20
BBH	<u>0.33</u>	-0.51	0.20	0.19	-0.02
XCB	-0.69	-0.39	-0.23	-0.13	-0.22
XFB	-0.56	-0.60	-0.16	0.04	-0.09
ZYB	-0.41	-0.02	-0.49	-0.31	-0.22
AUB	-0.51	-0.05	-0.50	-0.37	<u>0.34</u>
WCB	-0.52	0.13	0.17	0.11	-0.08
ASB	0.28	-0.33	-0.39	-0.24	-0.08
BPL	-0.19	-0.32	<u>0.49</u>	<u>0.54</u>	-0.34
NPH	-0.09	-0.29	<u>0.31</u>	-0.22	-0.07
NLH	-0.18	<u>0.30</u>	<u>0.30</u>	-0.08	-0.09
NLB	0.11	-0.04	0.15	0.09	0.09
MAB	0.27	-0.19	0.10	-0.11	0.21
MDH	<u>0.41</u>	-0.20	-0.25	0.03	0.01
MDB	-0.17	-0.04	-0.10	0.07	0.07
OBH	0.05	-0.29	-0.02	0.05	-0.12
OBB	0.20	-0.07	0.04	-0.03	0.14
DKB	0.24	0.05	0.16	-0.03	0.08
ZMB	0.27	-0.23	0.19	-0.04	0.08
FMB	-0.37	0.00	0.22	0.13	0.09
EKB	-0.38	0.00	0.27	0.13	0.11
FRC	<u>0.37</u>	0.19	-0.09	0.17	-0.18
PAC	<u>0.54</u>	0.27	-0.19	-0.60	-0.30
OCC	-0.20	-0.07	-0.05	<u>0.31</u>	<u>0.52</u>
M9/WFB	-0.36	0.21	-0.05	0.14	0.07
WMH	-0.20	-0.20	-0.13	-0.08	0.03
JUB	-0.45	-0.16	-0.39	0.08	0.14
XML	-0.01	-0.17	0.06	-0.07	0.01
FOL	-0.02	-0.16	-0.22	-0.03	0.04
FOB	-0.06	-0.15	-0.22	0.03	0.08

*coeficientes de correlación negativos (en negrita) y positivos (en cursiva y subrayados) significativos (> 0.3).

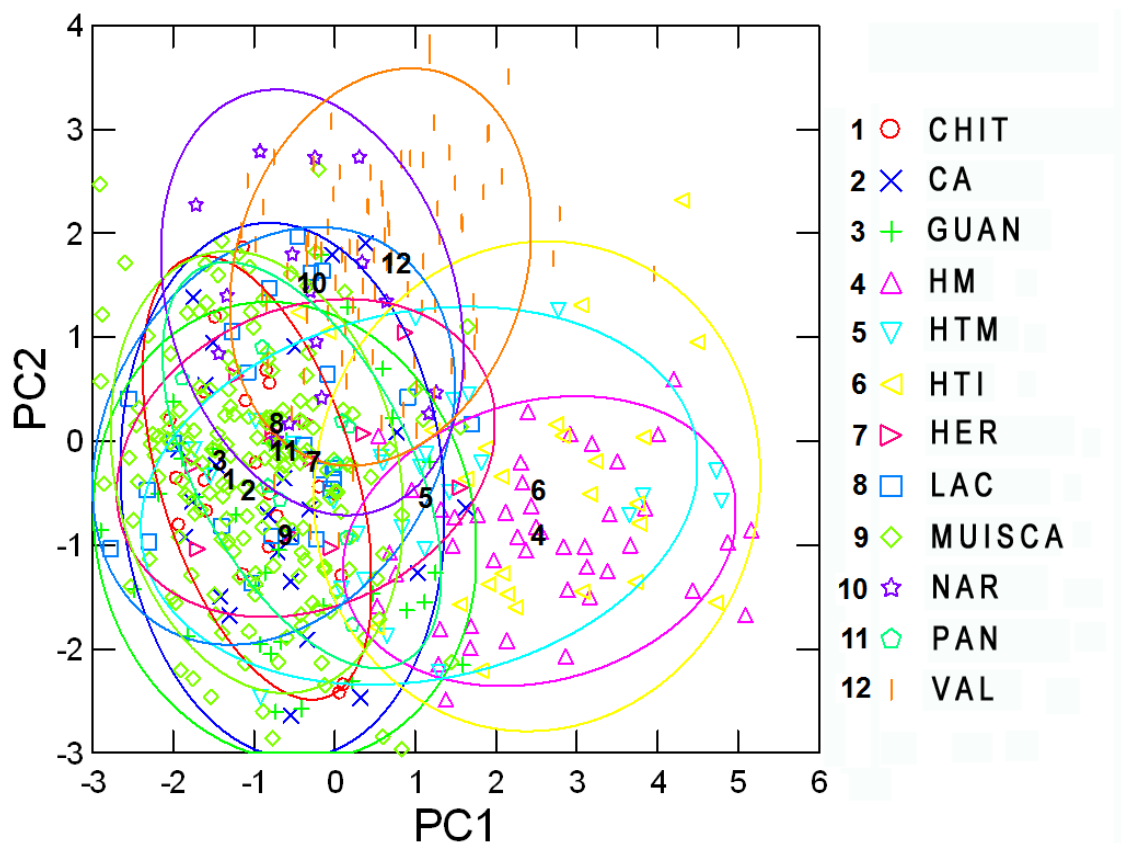


Figura 7.3. ACP (31.7% de la varianza) entre grupos del Norte de los Andes. Las elipses representan el 90% de probabilidad. Los números corresponden a los centroides de cada grupo. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1.

Tabla 7.13. ACP entre grupos tempranos del Norte de los Andes (CP1-CP6) 57.1% del total de la varianza

Variable/ CP	CP1 17 % var	CP2 11.3 % var	CP3 9 % var	CP4 7.8% var	CP5 6.1 % var	CP6 5.8 % var
GOL	-0.826	0.014	-0.118	-0.251	0.329	-0.037
NOL	-0.820	0.074	-0.221	-0.268	0.312	-0.050
BNL	-0.459	0.154	0.113	-0.275	-0.289	<u>0.466</u>
BBH	-0.386	-0.114	-0.082	-0.110	-0.356	<u>0.564</u>
XCB	0.205	-0.047	-0.494	-0.081	-0.412	0.155
XFB	-0.025	-0.272	-0.592	-0.374	-0.385	0.124
ZYB	0.229	-0.533	0.281	-0.367	<u>0.438</u>	0.204
AUB	<u>0.415</u>	-0.593	-0.074	-0.168	0.174	-0.049
WCB	0.264	-0.187	-0.256	-0.534	0.138	-0.210
ASB	-0.372	0.361	-0.473	0.110	0.236	0.014
BPL	-0.066	0.246	<u>0.593</u>	-0.597	-0.263	-0.174
NPH	-0.194	<u>0.485</u>	0.218	-0.045	-0.105	-0.178
NLH	0.121	0.395	0.314	0.188	0.077	<u>0.447</u>
NLB	0.046	-0.203	0.241	0.164	0.301	0.209
MAB	0.140	0.022	-0.020	-0.149	-0.028	-0.463
MDH	0.031	0.261	0.226	0.367	0.061	-0.048
MDB	0.141	-0.215	0.066	0.303	0.077	0.028
OBH	-0.067	0.090	0.078	0.076	0.229	0.140
OBG	0.135	-0.123	-0.084	0.024	0.040	-0.168
DKB	-0.022	-0.022	-0.100	-0.139	0.034	0.029
ZMB	0.162	-0.126	0.285	0.066	0.156	<u>0.595</u>
FMB	0.265	-0.345	-0.201	0.015	-0.082	0.014
EKB	0.238	-0.314	-0.207	-0.026	-0.020	-0.083
FRC	-0.376	-0.240	-0.030	-0.010	-0.208	-0.010
PAC	-0.687	-0.530	0.207	0.215	-0.202	-0.158
OCC	0.178	<u>0.493</u>	-0.139	-0.267	-0.026	0.033
M9/WFB	0.225	-0.326	-0.460	-0.143	-0.207	-0.077
WMH	-0.001	0.037	0.012	0.063	0.117	-0.043
JUB	<u>0.462</u>	-0.196	-0.054	0.087	-0.198	-0.187
XML	0.334	-0.017	-0.088	0.160	-0.172	-0.189
FOL	-0.001	0.034	-0.018	0.368	0.046	-0.141
FOB	0.032	0.269	-0.167	0.120	-0.152	-0.084

*coeficientes de correlación negativos (en negrita) y positivos (en cursiva y subrayados) significativos (>0.4).

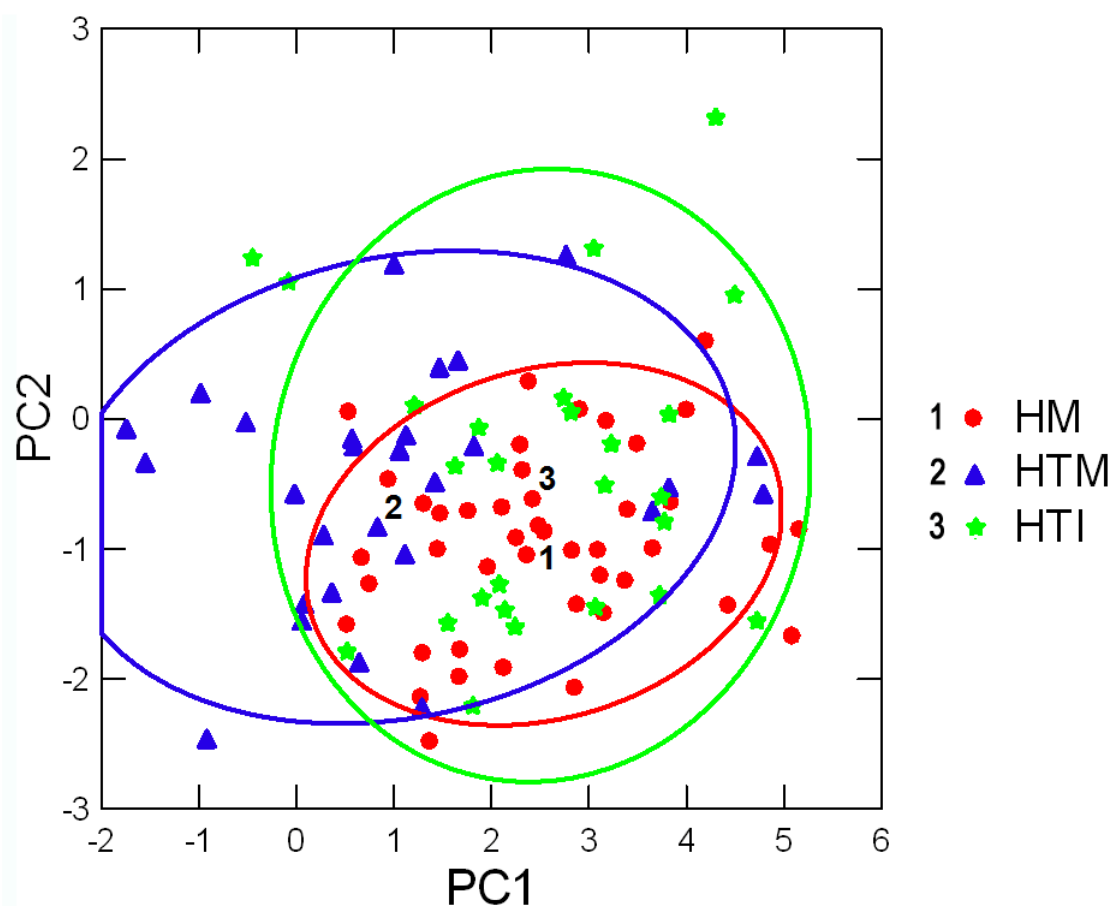


Figura 7.4. ACP (37.1% de la varianza) entre grupos tempranos (pre-3000 ^{14}C AP) del Norte de los Andes. Las elipses representan el 90% de probabilidad. Los números corresponden a los centroides de cada grupo. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1.

Tabla 7.14. ACP entre grupos tardíos del Norte de los Andes (CP1-CP5) 51% del total de la varianza empleando 32 variables craneométricas

CP1 19% var	CP2 9.8% var	CP3 8.3% var	CP4 7.4% var	CP5 6.3% var
-0.81	0.11	0.11	-0.04	-0.31
-0.76	0.08	0.15	-0.07	-0.41
-0.49	<u>0.55</u>	0.25	-0.14	0.16
-0.27	<u>0.54</u>	0.14	<u>0.43</u>	-0.09
<u>0.72</u>	0.37	-0.15	-0.17	-0.27
<u>0.53</u>	<u>0.56</u>	-0.22	0.09	-0.11
<u>0.43</u>	-0.04	<u>0.52</u>	0.28	-0.14
<u>0.45</u>	-0.08	<u>0.63</u>	0.32	-0.25
<u>0.41</u>	0.10	0.16	0.20	0.01
0.32	0.29	-0.31	-0.26	-0.06
-0.23	<u>0.49</u>	0.38	-0.50	0.36
-0.01	-0.36	-0.28	-0.21	-0.16
-0.10	-0.32	-0.32	-0.04	-0.17
0.17	0.02	0.14	0.04	0.14
0.00	-0.25	0.06	-0.08	0.18
-0.20	-0.16	-0.23	0.01	0.01
-0.11	0.01	-0.13	-0.02	0.05
0.03	-0.34	0.03	0.01	-0.11
0.07	-0.07	0.01	-0.06	0.18
0.15	0.03	0.18	-0.02	0.15
0.23	-0.24	0.23	-0.12	0.10
0.22	-0.01	0.23	0.12	0.15
0.26	0.00	0.30	0.10	0.22
-0.20	0.16	-0.11	0.15	-0.26
-0.40	0.18	-0.35	<u>0.63</u>	0.25
-0.18	-0.02	0.00	-0.18	-0.61
0.26	0.16	-0.13	0.13	0.11
-0.07	-0.20	-0.12	-0.14	0.04
0.27	-0.16	<u>0.48</u>	0.08	0.22
-0.09	-0.13	0.08	-0.09	0.00
-0.07	-0.17	-0.18	-0.09	0.02
-0.02	-0.19	-0.22	0.07	0.09

*coeficientes de correlación negativos (en negrita) y positivos (en cursiva y subrayados) significativos (>0.4).

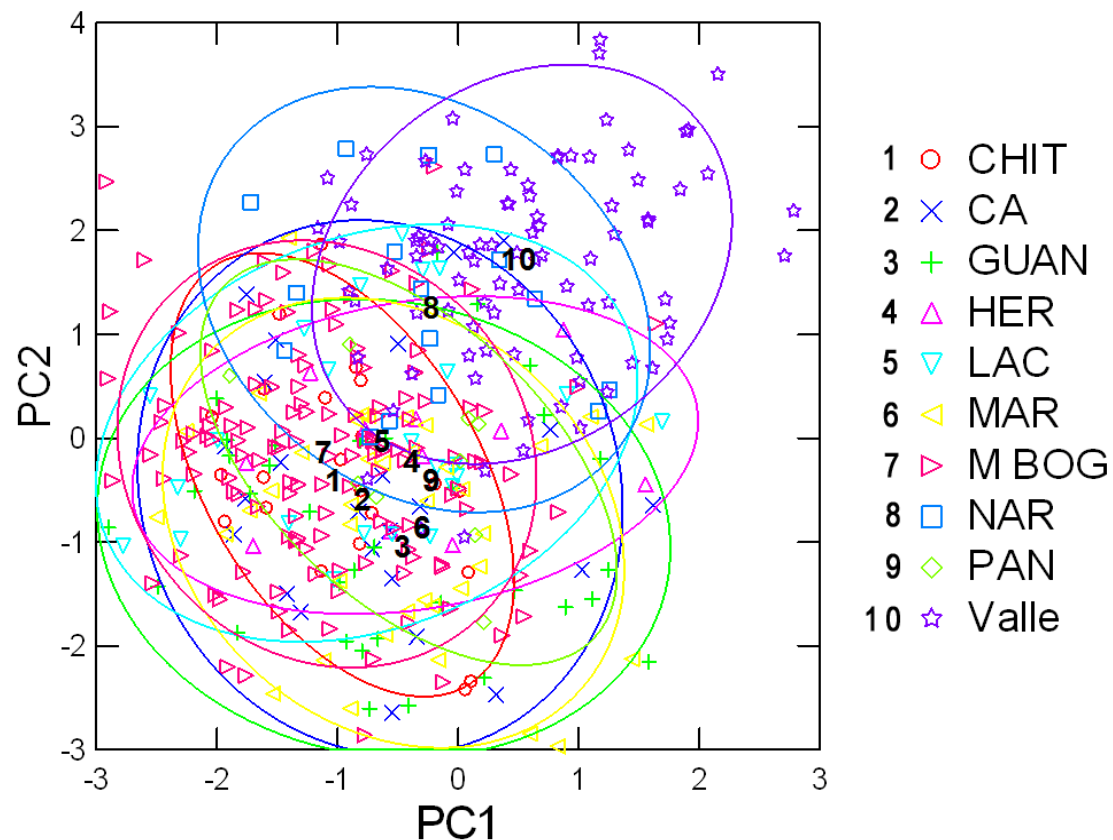


Figura 7.5. ACP (28.8% de la varianza) entre grupos tardíos del Norte de los Andes. Las elipses representan el 90% de probabilidad. Los números corresponden a los centroides de cada grupo. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1.

Tabla 7.15. Autovalores, porcentaje de varianza acumulada y una prueba de χ^2 de significación de cada raíz.

Raíz	Autovalor	% acumulado de dispersión	R canónico	Lambda de Wilks	χ^2	gl	Nivel-p
1	1.367709	0.3659	0.760	0.057	1374.776	352	0.000
2	0.733053	0.5620	0.650	0.136	960.191	310	0.000
3	0.511649	0.6988	0.582	0.235	695.697	270	0.000
4	0.252291	0.7663	0.449	0.356	496.947	232	0.000
5	0.245445	0.8320	0.444	0.446	388.734	196	0.000
6	0.187354	0.8821	0.397	0.555	283.158	162	0.000
7	0.153004	0.9230	0.364	0.659	200.558	130	0.000
8	0.141390	0.9609	0.352	0.760	132.077	100	0.017
9	0.071448	0.9800	0.258	0.867	68.467	72	0.596
10	0.051495	0.9937	0.221	0.929	35.272	46	0.875
11	0.023387	1.0000	0.151	0.977	11.120	22	0.973

gl= grados de libertad; $p \geq 0.05$

Tabla 7.16. Coeficientes estandarizados de 32 medidas craneométricas para las tres primeras raíces canónicas

Variable	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3
GOL	-0.26324	0.377929	0.511447
NOL	-0.53140	-0.591314	0.146730
BNL	-0.25337	0.125991	0.535146
BBH	-0.59585	0.587779	-0.387308
XCB	-0.44316	0.395609	0.441812
XFB	-0.53192	0.402594	0.500664
ZYB	-0.45154	0.209604	0.126506
AUB	-0.27384	-0.236595	0.508370
WCB	-0.38961	0.312566	0.081573
ASB	-0.29341	0.385981	0.440115
BPL	-0.68858	0.284865	0.361779
NPH	-0.64396	0.296578	0.478438
NLH	-0.78780	0.096449	0.644947
NLB	-0.87014	0.423309	0.547919
MAB	-0.34912	0.067785	0.368286
MDH	-1.39770	0.342404	0.751481
MDB	-1.12861	0.263483	0.733417
OBH	-0.36136	0.008352	0.365529
OBB	-0.48888	0.259168	0.623492
DKB	-0.54574	0.115900	0.550583
ZMB	-0.35593	0.336993	0.275537
FMB	-0.18624	0.036389	-0.020642
EKB	-0.25851	0.026028	0.316796
FRC	-0.40205	-0.111790	0.147144
PAC	-0.70498	0.106139	0.162749
OCC	-0.54425	0.187039	0.318128
M9/WFB	-0.32002	0.271278	0.653403
WMH	-1.01798	0.323188	0.661378
JUB	-0.11845	-0.158288	0.105280
XML	-0.68090	0.256063	0.478649
FOL	-0.65894	0.120078	0.738588
FOB	-0.94186	0.286267	0.793349

Valores en negrita denotan coeficientes altos.

Tabla 7.17. Resultados de la clasificación regular y empleando una técnica de remuestreo (*jackknife*) para cada muestra

Muestra	Clasificación regular	Clasificación con remuestreo
Guane	47.1	91.1
Chitarero	36.4	45.4
Herrera	36.4	45.4
Muisca Boyacá	56.4	89.7
Muisca Bogotá	83.2	83.2
Holoceno tardío inicial	57.7	88.4
Nariño	68.8	68.8
Lache	54.2	70.8
Valle	76.7	76.7
Karib	51.5	75.7
Holoceno medio	72.7	72.7
Holoceno temprano/ medio	53.6	53.6
% Total	66.7%	71.7%

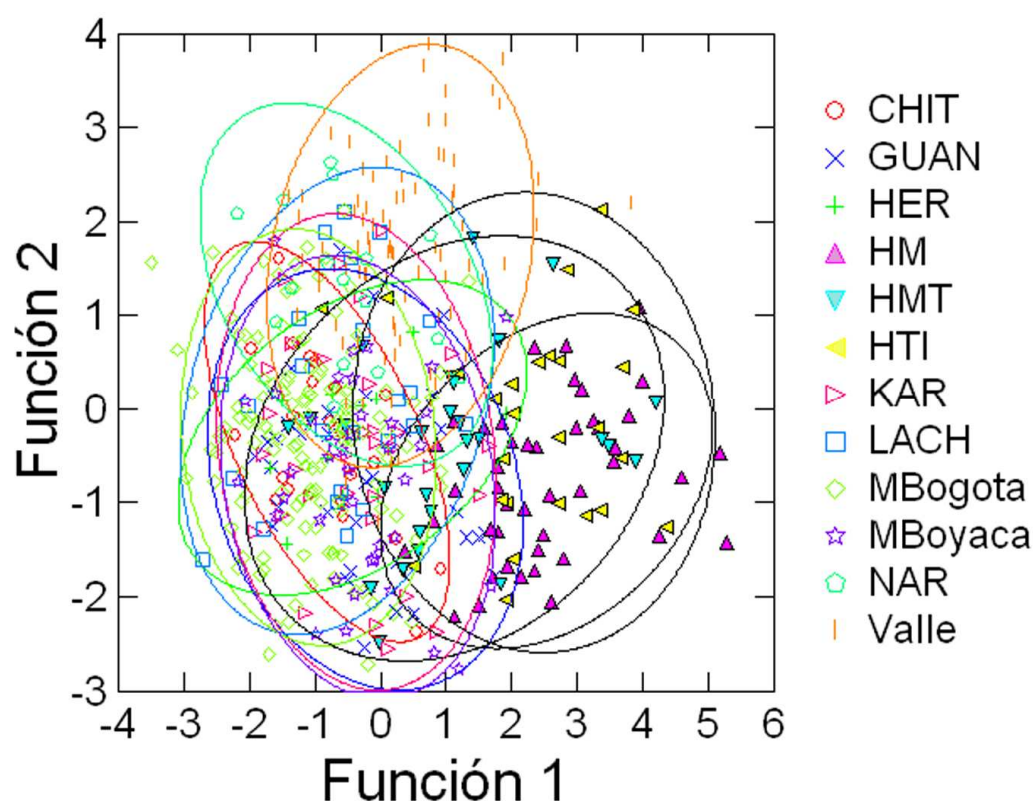


Figura 7.6. Gráfico de dispersión de las dos primeras raíces canónicas (R1 36.5% y R2 19.6% de la dispersión) mostrando las relaciones entre 12 muestras del Norte de los Andes. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1

Tabla 7.18. Matriz de distancias D^2 y Δ^2 entre cada par de muestras investigadas. Por encima de la diagonal valores D^2 por debajo de la diagonal valores Δ^2

Muestra	Guan	Chit	Her	MBoy	MBog	HTI	Nar	Lac	Valle	Kar	HM	HTM
Guan	0.00	2.59	5.28	4.82	4.11	11.58	9.35	7.06	7.40	6.26	10.23	7.44
Chit	1.05	0.00	3.86	4.65	2.58	13.25	8.13	7.55	7.15	8.80	13.39	8.97
Her	1.40	0.81	0.00	5.07	3.69	11.60	10.90	9.45	7.28	9.96	13.05	6.70
MBoy	3.45	1.71	1.38	0.00	4.09	11.34	8.16	9.51	8.37	11.19	12.02	8.00
MBog	2.34	1.36	1.11	3.72	0.00	13.03	8.68	5.49	6.38	7.65	14.01	8.14
HTI	5.74	4.90	2.58	5.48	8.45	0.00	9.50	16.12	9.36	16.98	3.34	7.06
Nar	4.40	2.21	1.92	3.75	3.36	5.08	0.00	7.32	4.96	10.35	11.45	8.58
Lac	2.81	2.43	2.21	4.14	3.41	6.23	3.96	0.00	7.64	7.83	15.02	10.19
Valle	6.69	4.18	2.15	7.65	11.0	5.46	3.15	5.04	0.00	10.06	11.38	8.02
Kar	3.11	3.38	2.49	5.70	6.02	7.75	4.66	3.11	8.11	0.00	13.79	11.11
HM	6.44	5.94	3.34	7.58	13.7	1.60	6.42	7.15	9.91	8.07	0.00	6.51
HTM	3.27	3.06	1.59	3.86	5.52	2.84	3.75	3.89	5.44	4.83	3.29	0.00

Valores en negrita denotan distancias significativas al nivel $p > 0.001$. D^2 = valores F (gl=32,461).

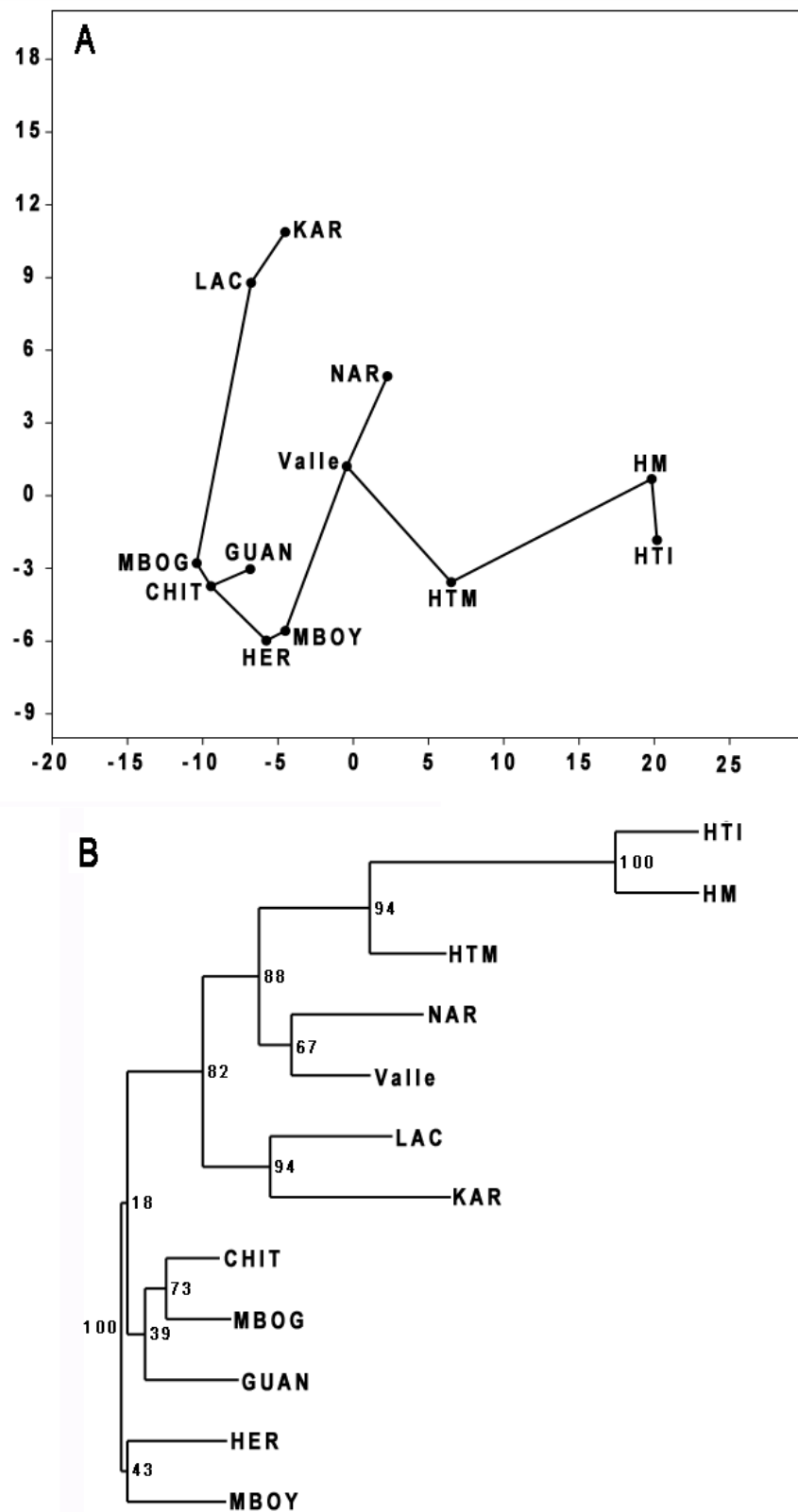


Figura 7.7. Representación gráfica de la matriz D^2 . A análisis de coordenadas principales y B árbol consenso *neighbor-joining*. El soporte de la ramificación se presenta en los nodos como un porcentaje de 5000 iteraciones *bootstrap*. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1

Tabla 7.19. Análisis de autocorrelación espacial (correlogramas I de Moran)

Clases	Mínima (km)	Máxima (km)	# de pares	I	SD(I)	P	Rand P
Media Geométrica correlograma valor p corregido por Bonferroni 0,03422							
1	0	150	25	0,27929	0,13118	0,00570	0,04700
2	150	300	18	-0,20565	0,18546	0,50956	0,24000
3	300	450	12	-0,18571	0,23304	0,66044	0,42800
4	450	600	13	-0,63282	0,23104	0,01739	0,01060
5	600	750	6	-0,38031	0,33536	0,37587	0,22860
6	750	900	3	0,70538	0,50009	0,11476	0,13760
CP1 correlograma valor p corregido por Bonferroni 1,000							
1	0	150	25	0,02944	0,13208	0,39317	0,89880
2	150	300	18	-0,02443	0,18833	0,75447	0,87280
3	300	450	12	-0,09296	0,23631	0,96751	0,70220
4	450	600	13	-0,37860	0,23485	0,20866	0,13620
5	600	750	6	-0,33656	0,33947	0,45570	0,30900
6	750	900	3	0,05261	0,50732	0,78873	0,85260
CP2 correlograma valor p corregido por Bonferroni 0,34349							
1	0	150	25	0,16740	0,13186	0,05725	0,31860
2	150	300	18	-0,20023	0,18765	0,53332	0,25780
3	300	450	12	-0,09824	0,23554	0,94954	0,69560
4	450	600	13	-0,43387	0,23395	0,13405	0,09080
5	600	750	6	-0,41146	0,33850	0,33237	0,23060
6	750	900	3	0,37356	0,50560	0,36618	0,39440
CP3 correlograma valor p corregido por Bonferroni 0,45742							
1	0	150	25	0,01649	0,13098	0,44599	0,93940
2	150	300	18	-0,03512	0,18482	0,79419	0,79580
3	300	450	12	0,16360	0,23230	0,28780	0,48340
4	450	600	13	-0,00695	0,23018	0,74000	0,97460
5	600	750	6	-0,67627	0,33443	0,07624	0,05700
6	750	900	3	-0,68574	0,49845	0,22684	0,17160
CP4 correlograma valor p corregido por Bonferroni 0,04776							
1	0	150	25	0,01633	0,13199	0,45019	0,94500
2	150	300	18	-0,31025	0,18806	0,22757	0,11260
3	300	450	12	0,54295	0,23600	0,00796	0,03260
4	450	600	13	-0,27524	0,23449	0,41312	0,26380
5	600	750	6	0,10677	0,33908	0,57503	0,72020
6	750	900	3	-0,91411	0,50662	0,10104	0,08060
CP5 correlograma valor p corregido por Bonferroni 1,000							
1	0	150	25	0,02293	0,13116	0,41782	0,91540
2	150	300	18	-0,09971	0,18539	0,92961	0,50420
3	300	450	12	-0,11672	0,23296	0,88604	0,61760
4	450	600	13	-0,23640	0,23094	0,50746	0,32800
5	600	750	6	-0,19671	0,33526	0,73523	0,49820
6	750	900	3	-0,04036	0,49991	0,93150	0,80440

I= estadístico I de Moran; SD(I) desvío estándar del estadístico I de Moran; P= valor de probabilidad; RandP= probabilidad al azar.

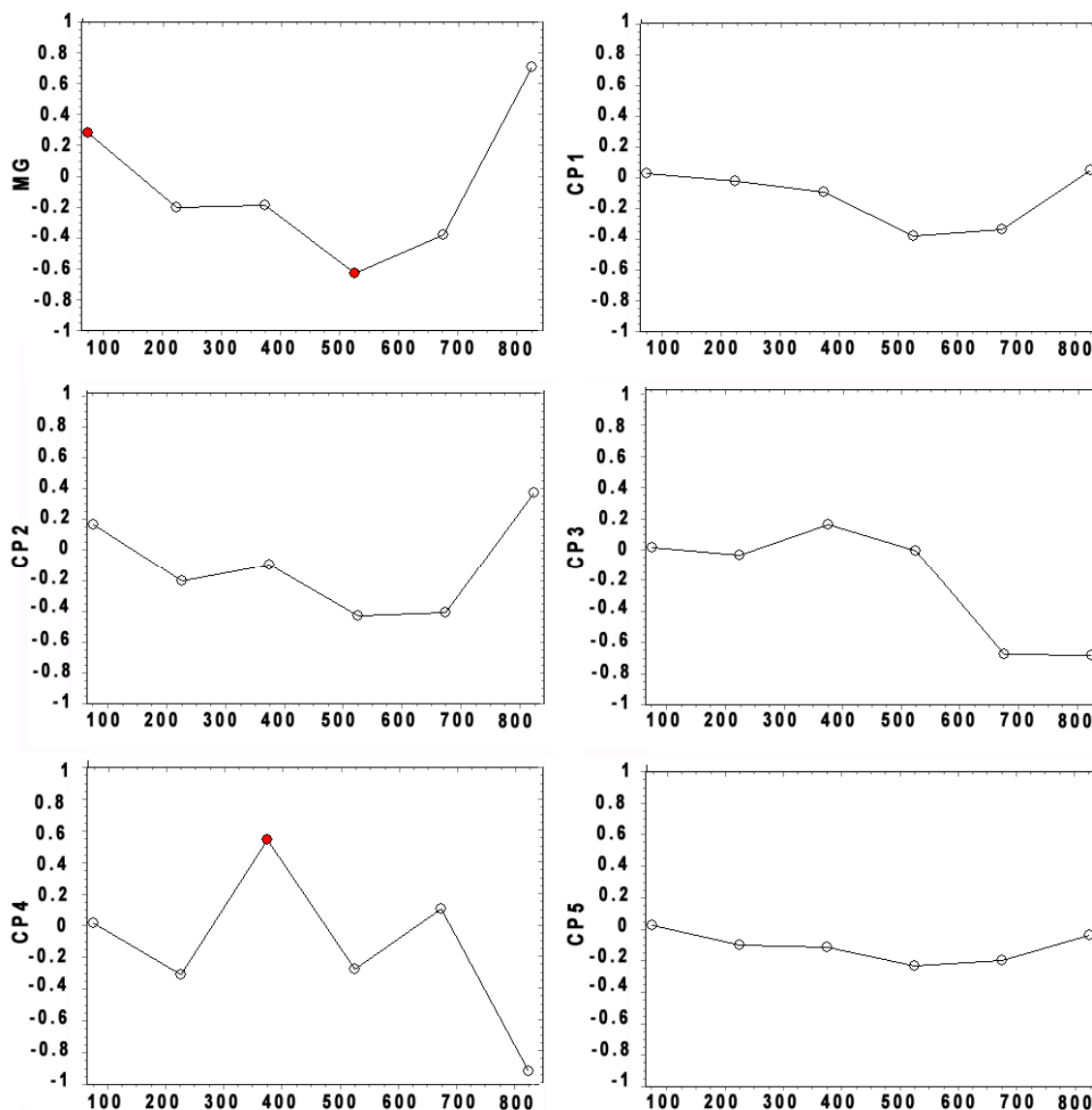


Figura 7.8. Autocorrelogramas de tamaño geométrico (MG) y forma alométrica (CP1-5) para 13 muestras del Norte de los Andes (muestras del Valle del Cauca y Muisca de Bogotá agrupadas) empleando 32 variables craneométricas. En el eje-x clases de distancia geográfica en kilómetros y en el eje-y coeficientes de autocorrelación I de Moran. Los círculos rojos denotan coeficientes estadísticamente significativos. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1

Tabla 7.20. Prueba de Mantel entre matrices de distancia biológica, geográfica y temporal empleando todos los grupos

	D^2	Geográfica	Tiempo
D^2	0		
Geográfica	0,079	0	
Tiempo	0,438*	-0,258	0
Clima	0,172	0,337	-0,138

Valores P después de la corrección Bonferroni $\alpha=0.025^*$

Tabla 7.21. Prueba de Mantel entre matrices de distancia biológica, geográfica, temporal y lingüística empleando únicamente los grupos tardíos (≤ 2500 años ^{14}C AP)

	D^2	Geográfica	Tiempo	Lingüística
D^2	0			
Geográfica	0.315	0		
Tiempo	-0.044	-0.003	0	
Lingüística	0.495*	0.574*	-0.010	0
Clima	0.377*	0.143	-0.061	0.395*

Valores P después de la corrección Bonferroni $\alpha=0.017^*$

Tabla 7.22. Prueba de Smouse-Long-Sokal entre matrices de distancia biológica, geográfica, temporal y climática empleando todos los grupos

	Geográfica constante tiempo	Geográfica constante clima	Tiempo constante geográfica	Tiempo constante clima
D^2	0.222	0.022	0.477*	0.474*

* Valores P después de la corrección Bonferroni $\alpha=0.017^*$

Tabla 7.23. Prueba de Smouse-Long-Sokal entre matrices de distancia biológica, geográfica, temporal, lingüística y climática empleando únicamente los grupos tardíos (≤ 2500 años ^{14}C AP)

Distancia	Matriz	Constante	r	P
D^2	Geográfica	Climática	0.393	0.111
D^2	Temporal	Climática	-0.022	0.837
D^2	Lingüística	Climática	0.403	0.065
D^2	Geográfica	Temporal	0.415	0.101
D^2	Lingüística	Temporal	0.495	0.027
D^2	Climática	Temporal	0.375	0.016
D^2	Geográfica	Lingüística	0.193	0.414
D^2	Temporal	Lingüística	-0.050	0.659
D^2	Climática	Lingüística	0.236	0.105
D^2	Temporal	Geográfica	-0.047	0.666
D^2	Climática	Geográfica	0.353	0.024
D^2	Lingüística	Geográfica	0.340	0.072

Valores P después de la corrección Bonferroni $\alpha=0.017^*$

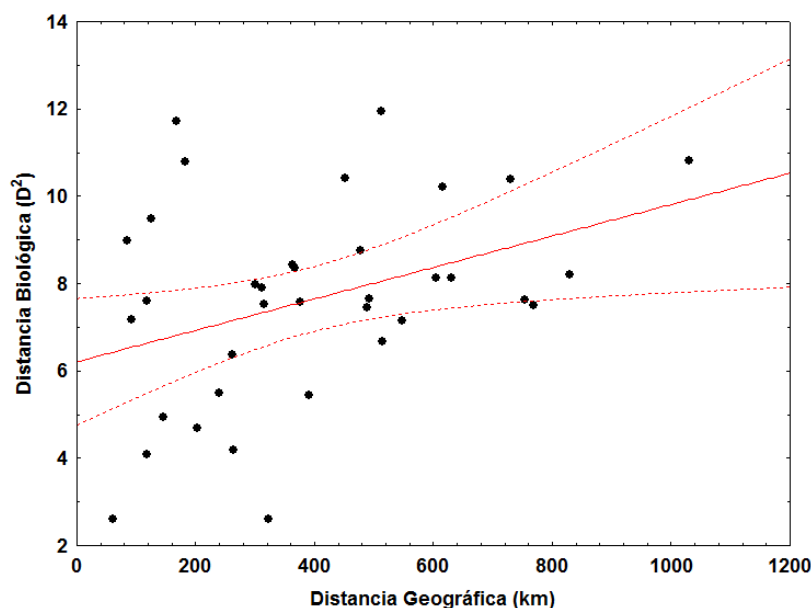


Figura 7.9. Correlación entre la distancia geográfica (km) y la distancia biológica (D^2) entre grupos tardíos. La línea recta denota la pendiente de la regresión y las líneas punteadas denotan las bandas de regresión del 95% de probabilidad.

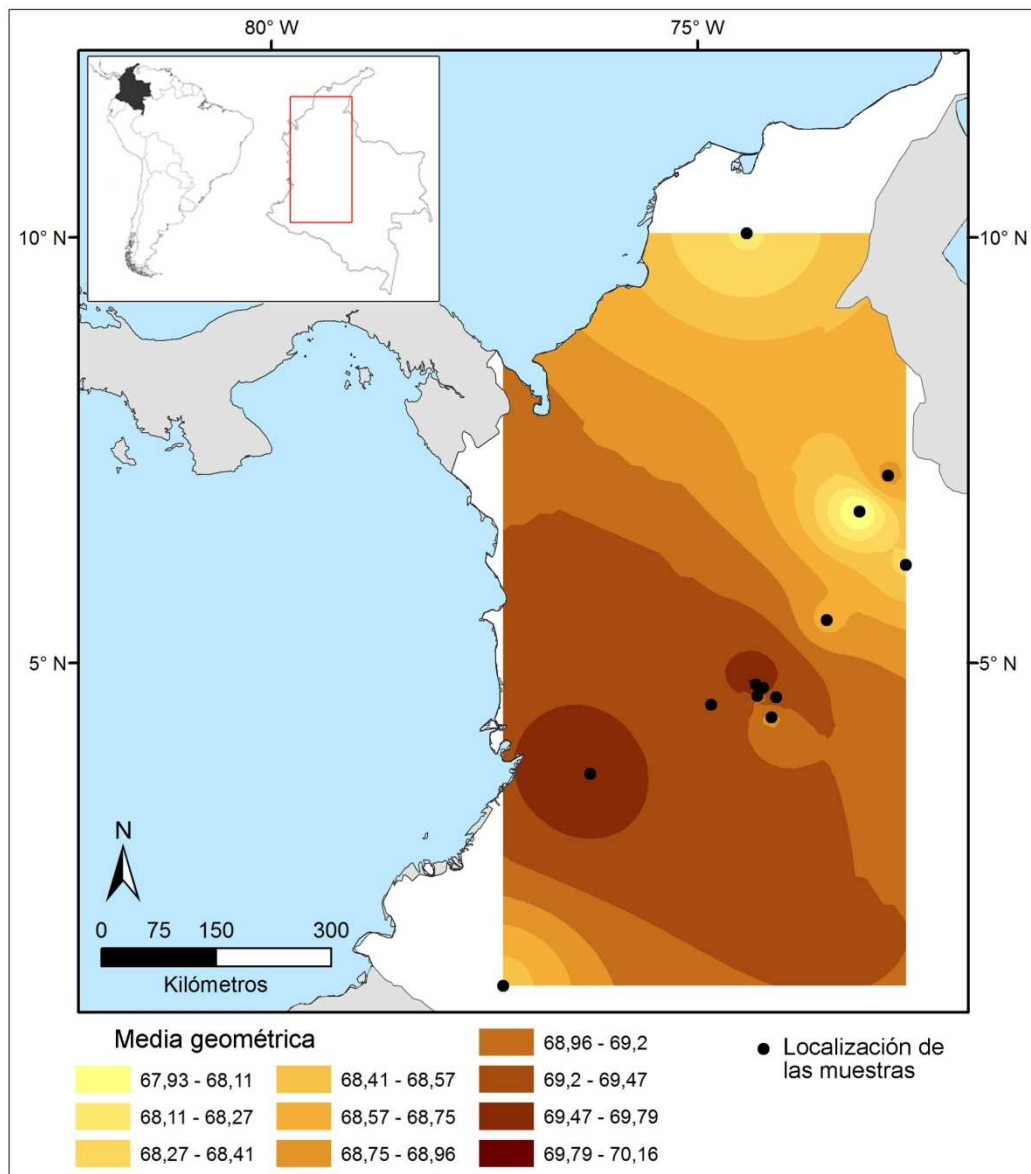


Figura 7.10. Mapa de interpolación de la tendencia geográfica del tamaño craneofacial según la media geométrica (MG) en muestras del Norte de los Andes.

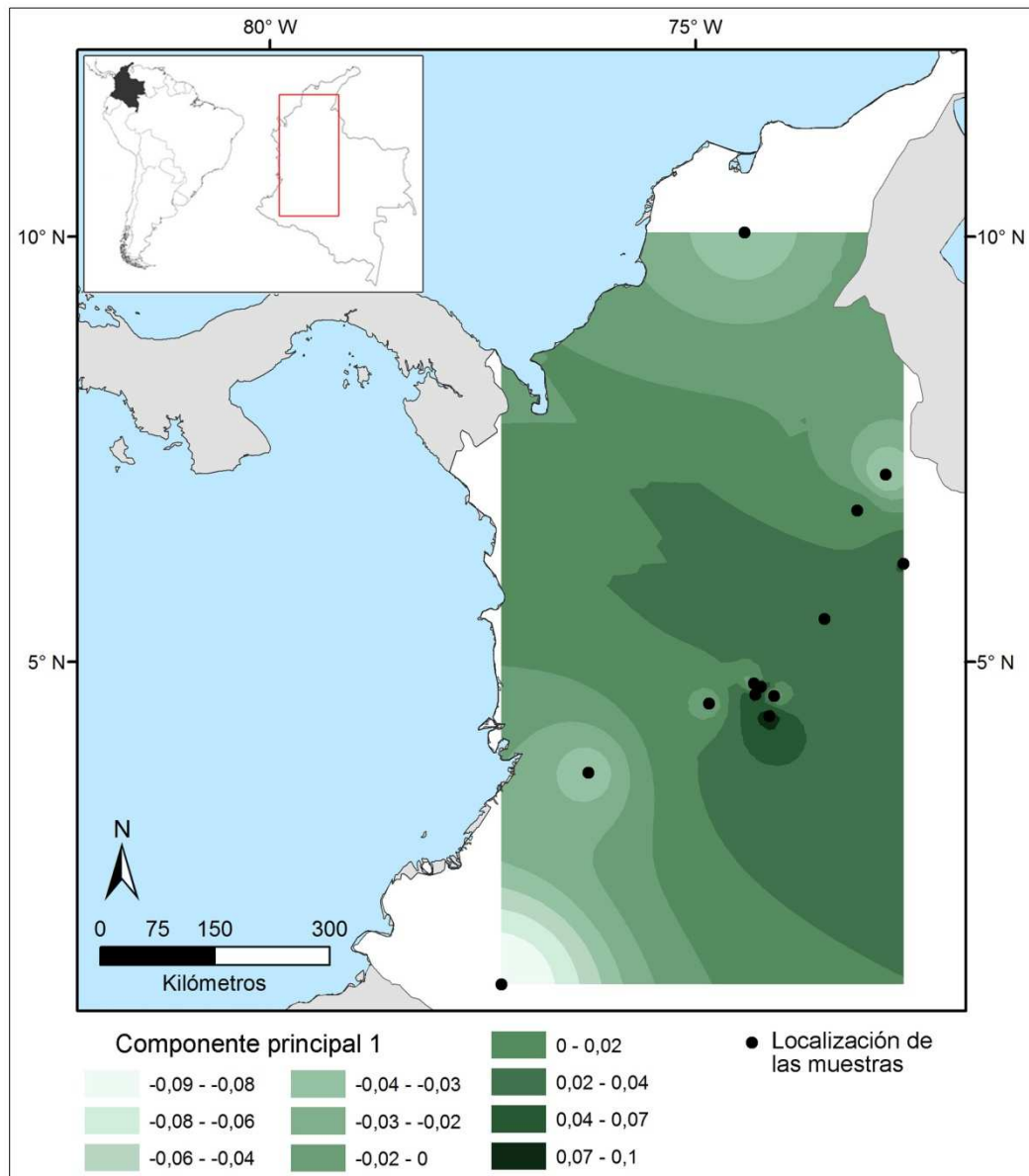


Figura 7.11. Mapa de interpolación de la tendencia geográfica de la forma craneofacial según el CP1 calculado sobre los valores promedio de los residuos de muestras del Norte de los Andes.

Tabla 7.24. Prueba ANOVA entre el factor periodo y economía para 32 variables craneométricas

Medida	SC	GL	CM	F	Valor P	SC	GL	CM	F	Valor P
			<i>Periodo</i>					<i>Economía</i>		
GOL	0.944	3	0.315	31.71	0.00	0.943	2	0.472	47.63	0.00
NOL	0.847	3	0.282	30.35	0.00	0.846	2	0.423	45.57	0.00
BNL	0.037	3	0.012	2.04	0.11	0.029	2	0.014	2.39	0.09
BBH	0.282	3	0.094	10.48	0.00	0.276	2	0.138	15.44	0.00
XCB	0.439	3	0.146	14.79	0.00	0.402	2	0.201	20.15	0.00
XFB	0.525	3	0.175	15.63	0.00	0.524	2	0.262	23.45	0.00
ZYB	0.152	3	0.051	7.71	0.00	0.149	2	0.074	11.36	0.00
AUB	0.410	3	0.137	15.43	0.00	0.391	2	0.196	21.99	0.00
WCB	0.385	3	0.128	25.65	0.00	0.373	2	0.187	37.23	0.00
ASB	0.220	3	0.073	8.26	0.00	0.165	2	0.082	9.16	0.00
BPL	0.029	3	0.010	0.89	0.45	0.025	2	0.012	1.16	0.32
NPH	0.017	3	0.006	1.10	0.35	0.014	2	0.007	1.32	0.27
NLH	0.047	3	0.016	5.09	0.00	0.045	2	0.022	7.31	0.00
NLB	0.004	3	0.001	1.61	0.19	0.004	2	0.002	2.39	0.09
MAB	0.603	3	0.201	38.49	0.00	0.587	2	0.293	55.84	0.00
MDH	0.458	3	0.153	57.53	0.00	0.370	2	0.185	64.62	0.00
MDB	0.016	3	0.005	8.11	0.00	0.012	2	0.006	8.57	0.00
OBH	0.016	3	0.005	4.53	0.00	0.013	2	0.007	5.48	0.00
OBG	0.024	3	0.008	7.69	0.00	0.024	2	0.012	11.56	0.00
DKB	0.035	3	0.012	11.70	0.00	0.028	2	0.014	14.12	0.00
ZMB	0.090	3	0.030	5.41	0.00	0.079	2	0.039	7.09	0.00
FMB	0.113	3	0.038	16.19	0.00	0.105	2	0.052	22.25	0.00
EKB	0.083	3	0.028	12.76	0.00	0.081	2	0.040	18.70	0.00
FRC	0.214	3	0.071	15.50	0.00	0.212	2	0.106	23.04	0.00
PAC	0.716	3	0.239	17.92	0.00	0.715	2	0.357	26.89	0.00
OCC	0.130	3	0.043	5.49	0.00	0.129	2	0.065	8.17	0.00
M9/WFB	0.102	3	0.034	9.58	0.00	0.092	2	0.046	12.89	0.00
WMH	0.049	3	0.016	12.48	0.00	0.049	2	0.024	18.75	0.00
JUB	0.318	3	0.106	26.49	0.00	0.318	2	0.159	39.83	0.00
XML	0.004	3	0.001	0.56	0.64	0.004	2	0.002	0.84	0.43
FOL	0.047	3	0.016	6.78	0.00	0.014	2	0.007	2.92	0.05
FOB	0.010	3	0.003	1.78	0.15	0.006	2	0.003	1.48	0.23

SC= suma de cuadrados; GL=Grados de libertad; CM= cuadrados medios; F=valor F

Tabla 7.25. Matriz de datos empleada en los análisis de regresión de la dieta y el clima sobre la variación craneométrica (tamaño MG y forma PC1-5).

Muestra	Latitud	Longitud	$\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$	$\delta^{15}\text{N}$	Caries		Dureza	Temperatura	Precipitación	Altitud	MG	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
					%											
Nariño	1.205	-77.27	-10.7	7	81.2		0.25	19.1	1253	1796	68.506	-0.095	-0.087	0.023	0.063	0.087
Valle	3.696	-76.26	-11.7 ¹	8.5 ¹	35		0.25	23.8	908	961	69.735	-0.040	-0.056	0.004	0.040	0.059
Mbog	4.598	-74.07	-12.1	11.3	13.8		0.75	13.5	972	2556	69.338	-0.032	-0.026	-0.001	-0.015	0.003
Mboy	5.504	-73.48	-11	9.2	14.7		0.25	12.9	641	2750	68.679	0.044	0.053	0.030	0.062	-0.049
HM	4.610	-74.29	-20.21	8.9	6.0		0.997	11.2 ²	550 ²	2556	68.958	0.100	0.102	0.004	0.016	-0.089
HTM	4.358	-74.13	-20.53	8.6	9.6		1.347	9.2 ²	750 ²	2556	68.793	0.093	0.094	0.026	0.033	-0.042
HTI	4.708	-74.23	-14.69	7.12	10.6		0.527	12.5 ²	850 ²	2556	69.568	0.088	0.075	0.015	0.070	-0.070
Panche	4.506	-74.84	-16.86	9.2	8.07		0.25	23.9	1708	920	69.413	-0.017	0.033	0.022	-0.094	0.115
Guane	6.776	-73.09	-12.3 ¹	11.1 ¹	33.8		0.25	21	1253	1018	67.928	0.010	0.010	-0.028	-0.063	-0.031
Lache	6.148	-72.55	-12.5 ¹	10.2 ¹	30.5		0.25	13	641	3100	68.383	0.043	0.016	-0.004	-0.063	0.011
Chit	7.199	-72.76	-11.8 ¹	8.2 ¹	25.6		0.25	12	1000	2700	68.798	-0.048	-0.039	-0.024	-0.040	0.032
Herrera	4.743	-74.31	-13.7	7.1	22.4		0.25	13.5	972	2556	70.159	-0.061	-0.034	-0.030	-0.015	0.018
Caribe	10.045	-74.42	-11.5	11.5	33.7		0.25	27.4	1105	166	68.2568	-0.039	-0.029	-0.053	-0.117	0.026

¹valores calculados de acuerdo con los recursos consumidos en cada sitio inferidos desde evidencias arqueobotánicas y zooarqueológicas; ²valores obtenidos de Willie *et al* (2001) y Delgado (2012d). Códigos de las muestras como en la tabla 6.1.

Tabla 7.26. Análisis de regresión bivariada de dieta y el clima sobre la variación craneométrica (tamaño MG y forma CP1-5 Tabla 13) en grupos del Norte de los Andes

	F	R ²	SAR coef std	t	p
δ¹³C					
MG	0.001	<.001	0.282	0.591	0.568
CP1	8.779**	0.444	-0.666	-2.839	0.018
CP2	15.705***	0.588	-0.749	-3.41	0.007
CP3	1.368	0.111	-0.328	-1.024	0.330
CP4	0.001	<.001	0.111	0.198	0.847
CP5	1.436	0.115	0.213	0.818	0.432
δ¹⁵N					
MG	3.338	0.233	-0.313	-1.088	0.302
CP1	0.001	<.001	0.136	0.511	0.621
CP2	0.001	<.001	0.132	0.593	0.566
CP3	2.146	0.163	-0.373	-1.43	0.183
CP4	7.756**	0.414	-0.573	-2.01	0.072
CP5	0.001	<.001	0.011	-0.722	0.487
Caries %					
MG	0.627	0.054	-0.087	-0.17	0.868
CP1	7.994**	0.421	-0.587	-2.05	0.067
CP2	13.857***	0.557	-0.692	-3.344	0.007
CP3	0.141	0.013	-0.153	-0.386	0.728
CP4	0.001	<.001	0.344	0.587	0.570
CP5	2.319	0.174	0.221	0.738	0.478
Consistencia de los alimentos					
MG	0.001	<.001	-0.421	-0.873	0.403
CP1	7.309*	0.399	0.651	3	0.013
CP2	7.372*	0.401	0.602	2.904	0.016
CP3	1.544	0.123	0.358	1.072	0.306
CP4	1.074	0.089	0.217	0.392	0.703
CP5	4.678*	0.298	-0.474	-20.57	0.067
Temperatura media anual en °C					
MG	0.001	<.001	0.138	0.277	0.787
CP1	3.49	0.241	-0.326	-1.171	0.269
CP2	2.332	0.175	-0.236	-0.899	0.390
CP3	1.16	0.095	-0.501	-0.511	0.162
CP4	3.359	0.234	-0.557	-1.036	0.325
CP5	4.593*	0.295	0.320	1.225	0.249
Precipitación media anual en mm					
MG	0.001	<.001	0.164	0.381	0.711
CP1	5.547*	0.335	-0.484	-2.259	0.047
CP2	2.036	0.156	-0.282	-1.237	0.244
CP3	0.162	0.015	-0.135	-0.444	0.667
CP4	3.12	0.221	-0.444	-1.058	0.315
CP5	12.005***	0.522	0.574	3.47	0.006
Altitud en msnm					
MG	0.038	0.003	0.01	0.022	0.983
CP1	1.115	0.092	0.136	0.502	0.626
CP2	0.289	0.026	0.04	0.158	0.877
CP3	1.516	0.121	0.441	1.146	0.187
CP4	3.021	0.215	0.457	0.892	0.393
CP5	1.294	0.105	-0.127	-0.488	0.636

Significación F=*P>0.05; **P>0.01; ***P>0.001; F= valor F; SAR coef= pendiente; t= estadístico t.

Tabla 7. 27. Correlación r de Pearson entre las variables relacionadas con la dieta y el clima. Por debajo de la diagonal coeficientes r y por encima valor de significación p en negrita ($p=0.05$)

Variable	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Caries	Consistencia	TMA	Precipitación	altitud
$\delta^{13}\text{C}$	0	0.578	0.026	0.001	0.180	0.549	0.559
$\delta^{15}\text{N}$	0.163	0	0.573	0.972	0.234	0.811	0.223
Caries %	0.597	-0.165	0	0.09	0.165	0.332	0.320
Consistencia	-0.796	-0.01	-0.471	0	0.06	0.126	0.219
TMA	0.382	0.342	0.395	0.335	0	0.005	0.001
Precipitación	0.176	0.07	0.281	-0.431	0.677	0	0.011
altitud	-0.189	-0.350	-0.288	0.352	-0.955	-0.662	0

TMA: temperatura media anual

VII.5.3. Model bound: Estructura poblacional Holocénica del Norte de los Andes

Finalmente, los análisis basados en supuestos genético-poblacionales se muestran en las tablas 7.28-7.34 y las figuras 7.14-7.15. En la tabla 7.28 se presentan la matriz de distancias biológicas mínimas no sesgadas entre las 13 muestras analizadas (muiscas de la Sabana de Bogotá MBog y muestras del Valle agrupadas). Las relaciones evolutivas, tal y como se muestra en la figura 7.12, son muy similares a las obtenidas con otros métodos (PCA, AFD y D^2) donde los grupos tempranos se diferencian de los tardíos y los últimos se estructuran de acuerdo con criterios geográficos y lingüísticos. Más interesantes son los valores F_{ST} mínimos para las múltiples comparaciones a nivel intrarregional (Tabla 7.29) los cuales muestran un valor relativamente alto para el total de muestras mayor a varias de las agrupaciones lo cual indica que hay más variación a nivel interregional que intrarregional cuando todas las muestras son consideradas. Desde un punto de vista temporal los grupos pre-3000 años ^{14}C AP muestran un F_{ST} mucho más bajo que los de los grupos post-2500 años ^{14}C AP indicando menos diversidad previo al Holoceno tardío inicial. Desde una perspectiva geográfica y lingüística las muestras agrupada karib-hablantes del norte de Colombia posee un alto índice de fijación mayor incluso que el de todas las muestras juntas y mayor al de los grupos chibcha-hablantes de la Cordillera Oriental y las lenguas del Suroccidente que poseen valores similares. Esta cantidad de diversidad en el norte de Colombia se puede deber simplemente a artefactos de las muestras incluidas ya que la muestra Panche posee alta diferenciación y al mismo tiempo el tamaño muestral más bajo. Cuando se calculó un nuevo F_{ST} regional (todas las muestras) excluyendo a Panche los resultados arrojaron un valor un poco más bajo $F_{ST} = 0,044783$ error estándar $= 0,003324$. Sin embargo esta región posee una historia compleja caracterizada por flujos poblacionales hacia y desde centro América y el Nororiente de Sudamérica en diferentes momentos del Holoceno por lo que también es esperable alta diversidad (Melton *et al.*, 2007). En la tabla 7.30 se presentan valores F_{ST} para diferentes grupos cronológicos del Norte de los Andes y diferentes muestras comparativas a nivel continental. Cuando se comparan los valores F_{ST} de diferentes grupos de Colombia con valores obtenidos a nivel continental empleando solo

Nativos Americanos tardíos y/o grupos del Holoceno temprano los mismos son menores indicando que a nivel regional la diversidad es menor. A diferencia de otros análisis (Powell y Neves, 1999; González-José *et al.*, 2001) en el presente estudio cuando las muestras del Holoceno medio y temprano son incluidas la diversidad no se incrementa considerablemente lo cual sugiere un patrón contrario al inferido en esos análisis, es decir poca diversidad entre los descendientes de los primeros grupos que arribaron a la región y los grupos del Holoceno medio. Así mismo cuando se comparan otras regiones de Sudamérica como el Valle de Azapa en Chile (Varela y Cocilovo, 2002) y Patagonia en Argentina (Sardi *et al.*, 2005) los valores son similares sugiriendo un patrón continental donde la cantidad de diversidad se incrementa desde la escala regional a la continental.

Los resultados del análisis Relethford-Blangero se presentan en la tabla 7.31 y la figura 7.13. De acuerdo con el modelo varias muestras presentan significativamente más varianza observada que esperada (varianza residual positiva en tabla 7.31 y grupos por encima de la línea de regresión figura 7.13) como Holoceno Medio y Panche lo cual sugeriría mayor heterocigosidad relacionada con flujo génico externo mientras que otras muestras como Guane, Chitarero, Muiscas de Bogotá y Boyacá y Herrera (varianza residual negativa en tabla 7.31 y grupos por debajo de la línea de regresión figura 7.13) presentan menor varianza que la esperada lo cual indicaría pérdida de la diversidad tal vez por deriva génica aunque. Este resultado sin embargo contrasta con el registro arqueológico el cual muestra tamaños poblacionales (y por ende tamaño efectivo) mayores durante el Holoceno tardío. El caso muisca es interesante ya que su tamaño poblacional y efectivo fue lo bastante grande según reconstrucciones recientes (Langebaek, ms; Rodríguez Cuenca, 2001). Esta discrepancia relativa entre el registro arqueológico y la diversidad morfológica puede sugerir también la existencia de aislamiento y por lo tanto mayor chance de deriva debido a barreras lingüísticas y/o comerciales. Todos los grupos que poseen baja varianza son de afinidad lingüística chibcha lo cual sugeriría que no hubo mucho contacto con otros grupos lingüísticamente diferentes. Adicionalmente, Rodríguez Cuenca (2001, 2007) sugiere que hubo constantemente conflictos entre grupos chibcha-hablantes de la Cordillera Oriental (Guane, Chitareros, Muiscas, Lache) que a pesar de poseer claros vínculos comerciales su índice mezcla fue mucho bajo debido a razones puramente comerciales y políticas. Otro aspecto importante mencionado por este autor es la fluctuación climática que probablemente causó stress reflejado probablemente en disminución del tamaño poblacional y/o contracción y extinción. En general estos resultados muestran que los niveles de flujo génico cambiaron a lo largo del Holoceno en el Norte de los Andes y de manera interesante previo a los 3000 años ^{14}C AP la dinámica de dispersión poblacional fue según estos resultados baja hasta momentos posteriores al Holoceno medio lo cual explica el incremento de diversidad desde ese momento. Asimismo durante el Holoceno tardío hubo incremento y disminución de la

diversidad lo cual indica una historia poblacional compleja con diferencias importantes a nivel intraregional.

Aparte en la tabla 7.32 y la figura 7.14 se muestran los resultados del índice de divergencia Δ (Lynch, 1990) para todas las posibles comparaciones entre la muestra más temprana (HTM) y el resto los cuales indican que en el Norte de los Andes la divergencia morfológica no se debe exclusivamente a la acción de factores aleatorios (*i.e* deriva). Para comprender mejor la acción de los factores no-aleatorios sobre los diferentes módulos se calcularon índices de divergencia Δ para el cráneo total, variables faciales y variables de la base/bóveda craneal. Los valores Δ fueron consistentemente mayores que $\Delta_{\max}= 0,01$ y menores que $\Delta_{\min}= 0,0001$ (el valor máximo y mínimo esperado para la expectativa de evolución neutral en rasgos continuos de mamíferos Lynch, 1990) para diferente cantidad de generaciones ocurridas desde la divergencia. Los resultados muestran divergencia tanto en el tamaño como en la forma con un número estimado de generaciones ocurridas desde la divergencia en un rango de 105 a 255 (*ca.* 3000-7300 años) para que la hipótesis nula de deriva génica sea aceptada. Si bien el tamaño sugiere índices de divergencia Δ relativamente altos fue la forma a lo largo de todos los módulos y comparaciones que mostró la mayor divergencia e interesantemente sobre el componente que mayor varianza contiene (*i.e.* CP1). Esto indica que a nivel diacrónico y en diferentes módulos craneales actuó probablemente la selección divergente y en menor medida la selección estabilizadora según el modelo. De manera interesante ningún modulo craneal mostró mayores desviaciones del modelo de neutralidad respecto a otros módulos. El resto de los componentes principales relevaron poca desviación del modelo de neutralidad indicando que los procesos no-aleatorios son menos importantes que los aleatorios a nivel intraregional. Estos resultados indican que la divergencia craneofacial ocurrida en el Norte de los Andes durante el Holoceno probablemente no se debe exclusivamente al balance entre mutación-deriva.

Una prueba más generalizada para evaluar a nivel multivariado la desviación de la hipótesis nula de microevolución exclusivamente por deriva en las muestras del Norte de los Andes es la prueba de Lande (1979, 1980) cuyos resultados se presentan en las tablas 7.33 y 7.34 y las figuras 7.15-7.17. Es necesario aclarar que diferentes aspectos metodológicos del modelo pueden oscurecer los resultados entre ellos el número de grupos y de variables (*i.e.* su dimensionalidad o numero de CPs) incluidos los cuales variaron en el presente estudio de acuerdo con el diseño metodológico propuesto. Los resultados se presentan por separado para los diferentes módulos craneales (facial, bóveda/base y cráneo total) así como corrigiendo por tamaño según Mosimann, el ajuste hecho con los residuos y sin corregir (variables crudas). Adicionalmente se aplicó esta prueba siguiendo un criterio cronológico es decir diferenciando a los grupos tempranos de los tardíos. Cuando se analizaron el total de las muestras y todos los periodos y el total de las variables (configuración craneal total) la prueba arrojó un resultado no

significativo es decir la pendiente (β) no fue significativamente mayor o menor que 1 implicando proporcionalidad entre la variación dentro y entre muestras (Tabla 7.33 y la figura 7.15 A, B, C). Los valores altos del coeficiente R^2 ajustado indican que una proporción importante de la variación se compartió entre las varianzas intra e inter poblacional. Aparte cuando se analizó únicamente el módulo facial los resultados sugieren el mismo patrón anterior (Tabla 7.33 y la figura 7.15 D, E, F). Aún así llama la atención que en el caso de las variables crudas los límites inferiores de los intervalos de confianza estén en el límite de la significación. Finalmente, los resultados de la prueba en el módulo bóveda/base (Tabla 7.33 y la figura 7.15 H, I, J) indican el mismo patrón emergente en los módulos facial y craneal total no obstante cuando el efecto alométrico no fue corregido la prueba arrojó un resultado estadísticamente significativo indicando que la pendiente es mayor a 1 que según el modelo indica que uno o más de los primeros componentes son más variables que los otros según lo esperado bajo la deriva génica lo cual puede ocurrir debido a un proceso de selección natural diversificadora sobre las primeras dimensiones o selección estabilizadora en los CPs más bajos. En todos los casos los valores altos del coeficiente R^2 indica alta proporción de la variación. Vale la pena mencionar que el comportamiento diferencial de los primeros y últimos componentes que reflejan la interacción entre selección diversificadora y estabilizadora también caracteriza al modulo craneal total.

Aparte en la tabla 7.34 y las figuras 7.16 y 7.17 se presentan los resultados de la prueba de Lande diferenciando grupos cronológicos y empleando diferentes módulos con variables corregidas y sin corregir. Diferente a los resultados del análisis en el total de las muestras cuando la prueba es aplicada a los grupos tempranos empleando diferentes módulos y tipos de variables se obtuvieron resultados significativos. Aquí es importante mencionar que la prueba es sensible al número de grupos analizados es decir a menor cantidad de grupos se disminuye la potencia estadística lo cual puede ser responsable de no rechazar la hipótesis nula de DG cuando en realidad es falsa. No obstante en el presente caso de manera interesante a pesar que la comparación solo incluyó tres grupos tempranos la hipótesis nula de DG se rechazó para el módulo craneal total y bóveda/base empleando residuos y el módulo craneal total empleando variables crudas (Tabla 1.34, Figura 7.16). En estos tres casos la pendiente fue significativamente menor que 1 implicando según el modelo que las muestras son más variables en las dimensiones más bajas las cuales se ven mayoritariamente afectadas por selección diversificadora. A pesar de la significación estadística los coeficientes R^2 ajustado indican que solo una pequeña proporción de la variación se compartió entre las varianzas intra e inter poblacional. La figura 7.16 muestra la regresión entre $\ln B$ (variación entre) y $\ln W$ (variación dentro) en donde diferentes componentes que expresan diferente cantidad de varianza en forma y en tamaño se alejan considerablemente de los límites superior e inferior del intervalo de

confianza lo cual resalta la interesante desviación del modelo nulo de DG para los grupos tempranos. Es importante mencionar que ninguna de las pendientes de la regresión, independiente de la significación, comparando grupos tempranos fue mayor a 1 lo que probablemente sugiere el rol de la selección estabilizadora en la diferenciación morfológica ocurrida en el Norte de los Andes entre los 8000 y 3500 años ^{14}C AP.

Por último en la tabla 7.34 y la figura 7.17 se presentan los resultados de la prueba aplicada a grupos tardíos (2500-350 años ^{14}C AP) del Norte de los Andes. Para corregir algún sesgo relacionado con el tamaño muestral se agruparon los grupos Muiscas de la Sabana de Bogotá y los grupos del Valle del Cauca por lo que para esta comparación se emplearon 13 grupos tardíos. Los resultados de esta prueba son muy diferentes a los obtenidos con los grupos tempranos y más similares a los obtenidos cuando se analizaron el total de muestras. Solo el modulo bóveda/base empleando variables crudas presentó una pendiente significativamente mayor a 1. Todas las pendientes empleando todos los módulos independientemente del tipo de variable presentan valores mayores o cercanos a 1. Al igual que cuando se compararon todas las muestras los valores altos del coeficiente R^2 ajustado indican que una proporción importante de la variación se compartió entre las varianzas intra e inter poblacional. En la figura 7.17 si bien los componentes se ubican principalmente dentro de los intervalos de confianza hay varios que se desvían al interior de los diferentes módulos analizados indicando posiblemente la influencia de factores no-aleatorios sobre la variación.

En su conjunto los resultados de la aplicación del modelo de Lande sobre muestras de poblaciones del Norte de los Andes atribuibles a diferentes momentos del Holoceno sugieren que en algunos casos la hipótesis nula de evolución craneofacial exclusivamente por mutación-deriva debe rechazarse a nivel estadístico aunque únicamente cuando se analizó el módulo bóveda/base en el total de las muestras y solo en las tardías empleando variables crudas y el módulo craneal total y bóveda/base en los grupos tempranos empleando residuos y variables crudas. De manera interesante parece que en el caso de la comparación total de las muestras y cuando solo se analizaron las tardías únicamente el efecto alométrico parece influenciar notoriamente la desviación del modelo de neutralidad. Esto llama la atención porque también sugiere el posible papel de la deformación en la diferenciación morfológica. No obstante debido a que todas las pendientes del modulo bóveda/base empleando radios de Mosimann y residuos (los cuales corrigen el efecto tamaño y deformación) comparando el total de los grupos y los tardíos por separado son mayores a 1 indica que la deformación no es un factor preponderante en la diversificación morfológica vista en la región de estudio. Por otro lado el efecto alométrico parece no influenciar la diversificación ocurrida en los grupos tempranos ya que tanto los residuos como las variables crudas presentaron pendientes significativamente menores a 1. Así en el presente caso es posible sugerir que los procesos estocásticos principalmente y en menor

medida direccionales produjeron la diversificación morfológica de los grupos del Norte de los Andes ocurrida a lo largo del Holoceno.

Tabla 7.28. Matriz de distancias biológicas mínimas (d_{ij}) entre 13 muestras del Norte de los Andes

Muestra	Car	Guan	Chit	Her	HM	HTM	HTI	Mboy	Mbog	Nar	Lac	Pan	Vale
Car	0.00												
Guan	0.05	0.00											
Chit	0.08	0.00	0.00										
Her	0.08	0.02	0.00	0.00									
HM	0.13	0.08	0.12	0.08	0.00								
HTM	0.09	0.05	0.07	0.02	0.03	0.00							
HTI	0.23	0.15	0.18	0.11	0.02	0.07	0.00						
Mboy	0.14	0.04	0.03	0.02	0.11	0.06	0.15	0.00					
Mbog	0.10	0.06	0.01	0.02	0.14	0.08	0.19	0.05	0.00				
Nar	0.19	0.18	0.07	0.09	0.20	0.13	0.24	0.15	0.11	0.00			
Lac	0.09	0.08	0.07	0.07	0.14	0.09	0.22	0.10	0.05	0.19	0.00		
Pan	0.11	0.20	0.19	0.15	0.20	0.16	0.30	0.21	0.17	0.20	0.13	0.00	
Vale	0.13	0.11	0.10	0.07	0.11	0.08	0.12	0.13	0.11	0.10	0.10	0.19	0.00

Códigos de las muestras como en la tabla 6.1

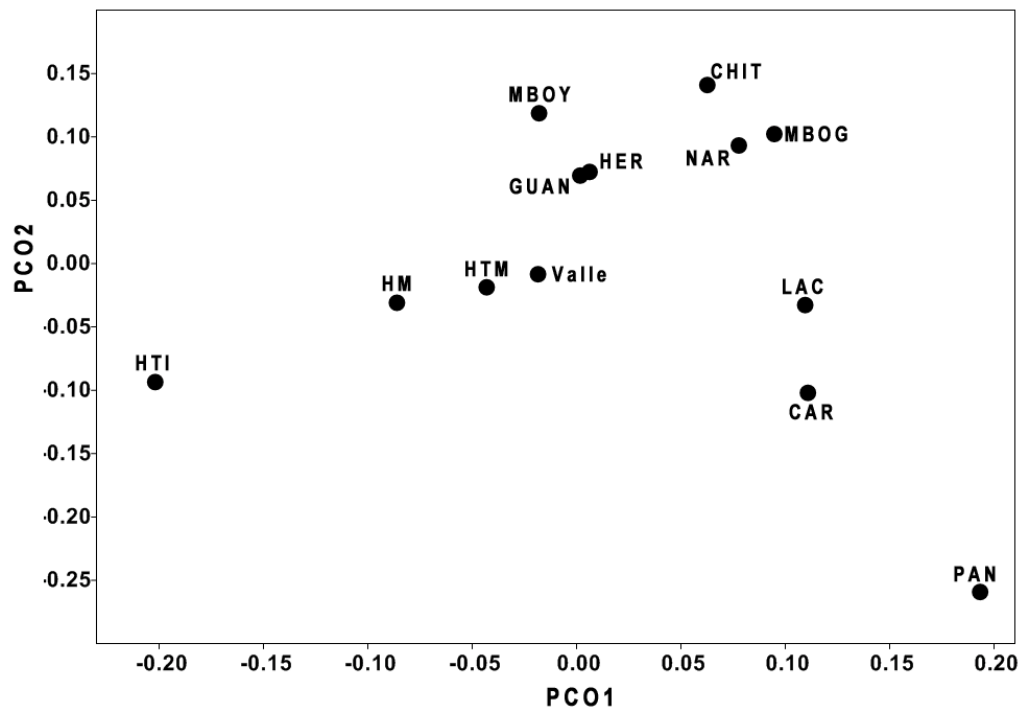


Figura 7.12. Gráfico de dispersión de las dos primeras coordenadas principales (PCO1 32.4% y PCO2 22.4% de la varianza) de la matriz d_{ij} entre muestras del Norte de los Andes. Cada eje fue escalado por la raíz cuadrada de su autovector correspondiente. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1.

Tabla 7.29. Valores F_{ST} mínimos calculados para muestras del Norte de los Andes y múltiples comparaciones según su categoría temporal, geográfica y/o lingüística

Muestra o conjunto de muestras	F_{ST} mínimo	Error estándar
Pre-3000 años ^{14}C AP (HTM, HM, HTI)	0.018763	0.004592
Post-2500 ^{14}C AP (Car, Guan, Chit, Her, Mbog, Mboy, Nar, Lac, Pan, Valle)	0.044721	0.004325
Karib hablantes/ norte de Colombia (Car, Pan)	0.07254	0.021664
Chibcha hablantes/Cordillera Oriental (Guan, Chit, Lac, Mboy, Her, Mbog)	0.02173	0.003724
Lenguas del suroccidente/ Suroccidente de Colombia (Nar, Valle)	0.02143	0.006369
Todas las muestras	0.05007	0.003815

Códigos de las muestras como en la tabla 6.1

Tabla 7.30. Valores F_{ST} para grupos cronológicos del Norte de los Andes y muestras comparativas a nivel continental obtenidos a partir de medidas craneofaciales

Muestra o conjunto de muestras	F_{ST} mínimo	Error estándar	Referencia
Pre-3000 años ^{14}C AP Norte de los Andes	0.018763	0.004592	Este estudio
Post-2500 ^{14}C AP Norte de los Andes	0.044721	0.004325	Este estudio
Norte de los Andes total	0.050077	0.003815	Este estudio
Nativos Americanos (continental)	0.1530 ¹	0.0095	Powell y Neves (1999)
Nativos Americanos + Paleoindios	0.1739	0.0107	Powell y Neves (1999)
Amerindios Suramericanos + PaleoSudamericanos	0.1620	0.009	González-José <i>et al</i> (2001)
Amerindios Suramericanos Holoceno tardío	0.1160	0.008	González-José <i>et al</i> (2001)
Costa y Valle de Azapa (Chile)	0.01991	0.0888	Varela y Cocilovo (2002)
Patagonia (Argentina)	0.0889	0.0043	Sardi <i>et al</i> (2005)

¹ heredabilidad=0.55

Tabla 7.31. Resultados del análisis Relethford-Blangero para muestras del Norte de los Andes¹

Muestra	Distancia al centroide	Varianza observada	Varianza esperada	Varianza residual
CAR	0.048276	1.017	0.947	0.070
GUAN	0.023540	0.731	0.971	-0.241
CHIT	0.014022	0.694	0.981	-0.287
HER	0.003616	0.929	0.991	-0.063
HM	0.100628	1.017	0.895	0.122
HTM	0.041382	1.001	0.954	0.047
HTI	0.091061	1.004	0.904	0.100
MBOY	0.034540	0.726	0.961	-0.234
MBOG	0.028424	0.743	0.967	-0.223
NAR	0.075766	1.100	0.919	0.180
LAC	0.042198	1.047	0.953	0.094
PAN	0.096804	1.347	0.899	0.448
Valle	0.048438	0.986	0.947	0.040

¹ F_{ST} =0,050077; error estándar= 0,003815. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1

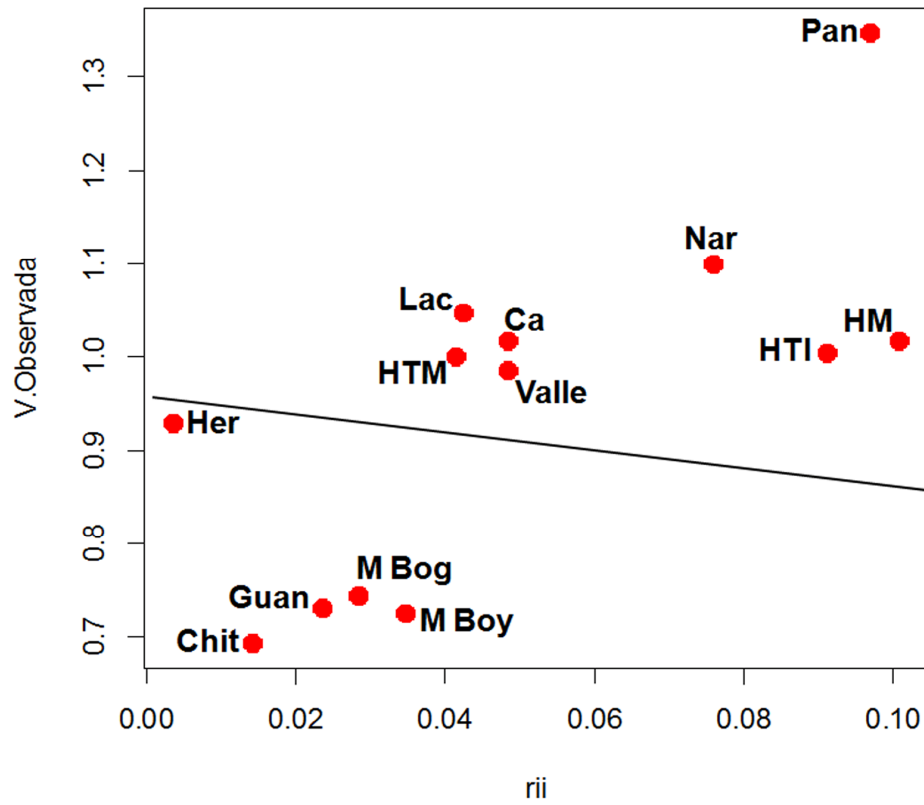


Figura 7.13. Gráfico de la distribución de grupos del Norte de los Andes de acuerdo con la varianza observada versus la distancia al centroide (r_{ii}) desde la morfología craneofacial incluyendo la línea de regresión. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1.

Tabla 7.32. Resultados de la prueba índice de divergencia Δ (Lynch, 1990) en variables del tamaño y forma del modulo facial, bóveda/base y craneal total entre grupos del Norte de los Andes

Muestra	Rango ¹⁴ C	t	Δ MG	Δ PC1	Δ PC2	Δ PC3	Δ PC4	Δ PC5
Variables de tamaño y forma cráneo total								
HTM-CA	8000-1300	234	0.002	0.167**	0.025**	0.028**	0.006	0.015
HTM-GUAN	8000-1325	233	0.008	0.07**	0.02**	0.0001	0.00009*	0.007
HTM-CHIT	8000-2750	183	0.00002*	0.15**	0.007	0.0004	0.003	0.010
HTM-HER	8000-2350	197	0.006	0.09**	0.003	0.0009	0.001	0.009
HTM-HM	8000-5000	105	0.0006	0.02**	0.010	0.003	0.0002	0.009
HTM-HTI	8000-3500	157	0.010	0.0003	0.0002	0.010	0.02**	0.010
HTM-MBog	8000-1180	238	0.005	0.24**	0.004	0.05**	0.00006*	0.04**
HTM-MBoy	8000-700	255	0.0001	0.02**	0.0005	0.02**	0.010	0.006
HTM-NAR	8000-1000	244	0.0007	0.15**	0.010	0.0004	0.005	0.010
HTM-LAC	8000-1750	218	0.001	0.10**	0.002	0.009	0.010	0.004
HTM-PAN	8000-1300	234	0.001	0.09**	0.0002	0.006	0.001	0.0006
HTM-Valle	8000-2350	197	0.02**	0.28**	0.04**	0.006	0.001	0.04**
Todas	8000-350	267	0.010	0.09**	0.02**	0.02**	0.010	0.006
Variables de tamaño y forma modulo facial								
Muestra	Rango ¹⁴ C	t	Δ MG	Δ PC1	Δ PC2	Δ PC3	Δ PC4	Δ PC5
HTM-CA	8000-1300	234	0.004	0.010	0.003	0.010	0.010	0.006
HTM-GUAN	8000-1325	233	0.02**	0.012**	0.010	0.010	0.00003*	0.008
HTM-CHIT	8000-2750	183	0.005	0.06**	0.002	0.02**	0.006	0.010
HTM-HER	8000-2350	197	0.05**	0.03**	0.010	0.001	0.002	0.002
HTM-HM	8000-5000	105	0.008	0.010	0.010	0.009	0.002	0.0002
HTM-HTI	8000-3500	157	0.005	0.007	0.004	0.010	0.008	0.004
HTM-MBog	8000-1180	238	0.04	0.26**	0.001	0.03**	0.006	0.0001
HTM-MBoy	8000-700	255	0.004	0.07**	0.001	0.03**	0.001	0.005
HTM-NAR	8000-1000	244	0.00005*	0.02**	0.0003	0.003	0.010	0.007
HTM-LAC	8000-1750	218	0.002	0.12**	0.001	0.02**	0.0031	0.0005
HTM-PAN	8000-1300	234	0.010	0.05**	0.0003	0.0006	0.007	0.0002
HTM-Valle	8000-2350	197	0.07**	0.09**	0.001	0.00008*	0.005	0.002
Todas	8000-350	267	0.014	0.03**	0.003	0.019**	0.008	0.007
Variables de tamaño y forma modulo bóveda/base								
Muestra	Rango ¹⁴ C	t	Δ MG	Δ PC1	Δ PC2	Δ PC3	Δ PC4	Δ PC5
HTM-CA	8000-1300	234	0.030**	0.17**	0.02**	0.001	0.01	0.03**
HTM-GUAN	8000-1325	233	0.03**	0.07**	0.02**	0.0005	0.001	0.005
HTM-CHIT	8000-2750	183	0.006	0.14**	0.005	0.005	0.005	0.005
HTM-HER	8000-2350	197	0.002	0.06**	0.002	0.003	0.012**	0.012**
HTM-HM	8000-5000	105	0.02**	0.010	0.02**	0.00002*	0.0009	0.015**
HTM-HTI	8000-3500	157	0.01	0.001	0.00004*	0.009	0.047**	0.006
HTM-MBog	8000-1180	238	0.005	0.19**	0.006	0.006	0.05**	0.013**
HTM-MBoy	8000-700	255	0.007	0.015**	0.0006	0.009	0.08**	0.003
HTM-NAR	8000-1000	244	0.003	0.16**	0.02**	0.0004	0.013**	0.010
HTM-LAC	8000-1750	218	0.010	0.08**	0.003	0.012**	0.001	0.00003*
HTM-PAN	8000-1300	234	0.006	0.08**	0.0006	0.020**	0.003	0.0005
HTM-Valle	8000-2350	197	0.0001	0.27**	0.03**	0.001	0.001	0.03**
Todas	8000-350	267	0.016**	0.08**	0.02**	0.009	0.018**	0.008

* Δ_{\min} = 0.0001; ** Δ_{\max} = 0.01; t= numero de generaciones en cada comparación

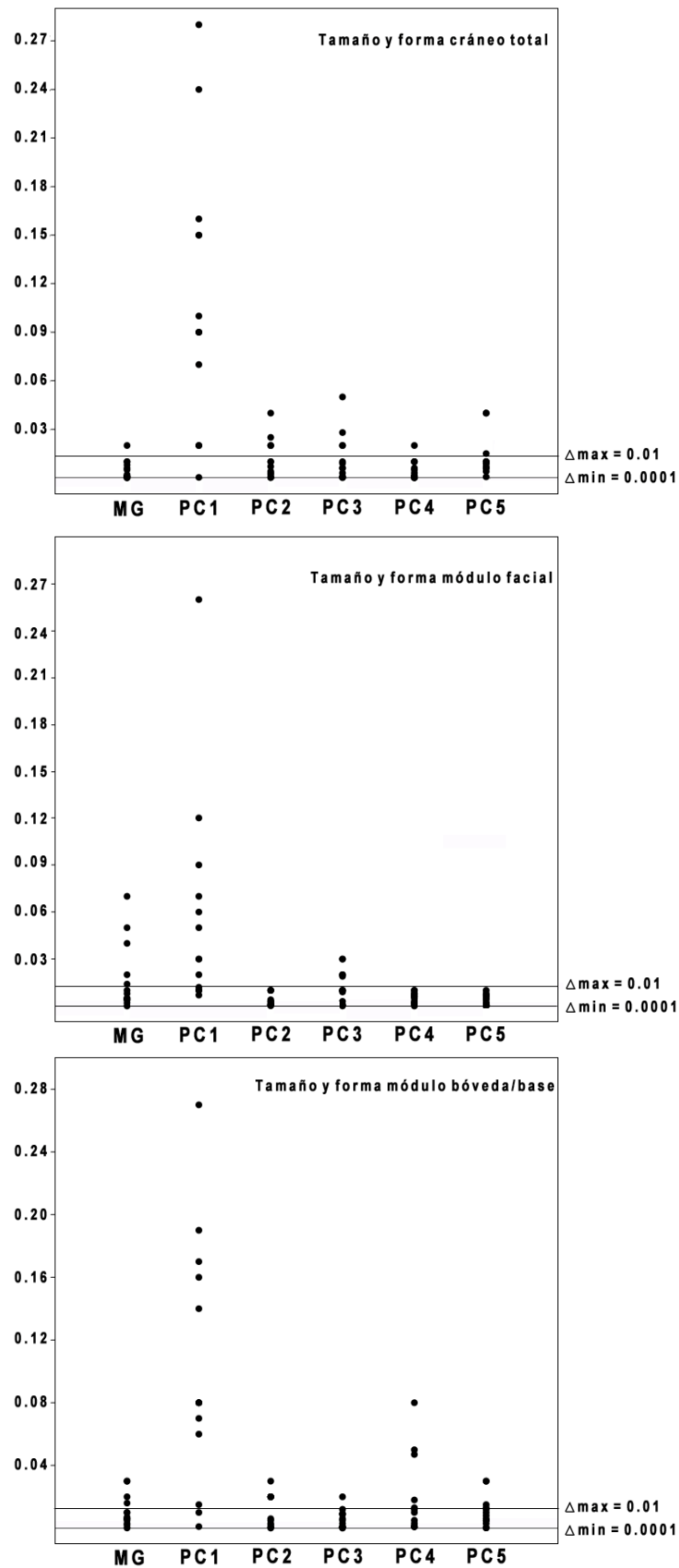


Figura 7.14. Índices de divergencia entre HTM y el resto para diferentes módulos según Lynch (1990) para el tamaño geométrico y forma alométrica craneal en el Norte de los Andes. Los puntos representan la amplitud de los índices en cada variable y las líneas horizontales representan los límites superior e inferior del rango de expectativa neutral (0.01-0.0001).

Tabla 7.33. Resultados de la diferencia entre matrices de varianza/covarianza (V/CV) a nivel intra e interpoblacional para diferentes módulos del cráneo en muestras del Norte de los Andes (n=20).

IC 97.5%						
Módulo	β	Inf	Sup	DG?	R ² ajustado	NCPs
Residuos						
Craneal Total	1.025	0.873	1.176	Si	0.860	32
Facial	1.078	0.724	1.432	Si	0.751	15
Bóveda/base	1.125	0.833	1.418	Si	0.805	17
Radios de Mosimann						
Craneal Total	1.091	0.929	1.253	Si	0.858	32
Facial	1.190	0.884	1.497	Si	0.832	15
Bóveda /base	1.263	0.972	1.555	Si	0.840	17
Variables crudas						
Craneal Total	1.155	0.966	1.345	Si	0.832	32
Facial	1.163	0.986	1.339	Si	0.935	15
Bóveda /base	1.387	1.079	1.695	No	0.850	17

IC=intervalo de confianza; DG=deriva génica; NCPs= número de componentes

Tabla 7.34. Resultados de la diferencia entre matrices de varianza/covarianza (V/CV) a nivel intra e interpoblacional para diferentes módulos del cráneo en grupos cronológicos (pre-3500 AP n= 3; tardíos n=13) del Norte de los Andes.

IC 97.5%						
Módulo	β	Inf	Sup	DG?	R ² ajustado	NCPs
Grupos 8000-3500 años ¹⁴ C AP						
Residuos						
Craneal Total	0.599	0.283	0.915	No	0.310	32
Facial	0.651	-0.129	1.431	Si	0.138	15
Bóveda /base	0.142	0.447	0.730	No	-0.048	17
Radios de Mosimann						
Craneal Total	0.811	0.532	1.090	Si	0.525	32
Facial	0.930	0.449	1.412	Si	0.540	15
Bóveda /base	0.610	0.196	1.023	Si	0.365	17
Variables crudas						
Craneal Total	0.528	0.157	0.899	No	0.193	32
Facial	0.971	0.454	1.458	Si	0.556	15
Bóveda /base	0.304	-0.478	1.086	Si	-0.019	17
IC 97.5%						
Módulo	β	Inf	Sup	DG?	R ² ajustado	NCPs
Grupos tardíos 2500-350 años ¹⁴ C AP						
Residuos						
Craneal Total	0.956	0.738	1.174	Si	0.718	32
Facial	1.161	0.789	1.534	Si	0.760	15
Bóveda /base	1.156	0.914	1.398	Si	0.856	17
Radios de Mosimann						
Craneal Total	1.019	0.850	1.187	Si	0.830	32
Facial	0.965	0.638	1.291	Si	0.739	15
Bóveda /base	1.246	0.949	1.544	Si	0.831	17
Variables crudas						
Craneal Total	1.203	0.966	1.441	Si	0.773	32
Facial	1.047	0.852	1.241	Si	0.905	15
Bóveda base	1.257	1.026	1.487	No	0.893	17

IC=intervalo de confianza; DG=deriva génica; NCPs= número de componentes

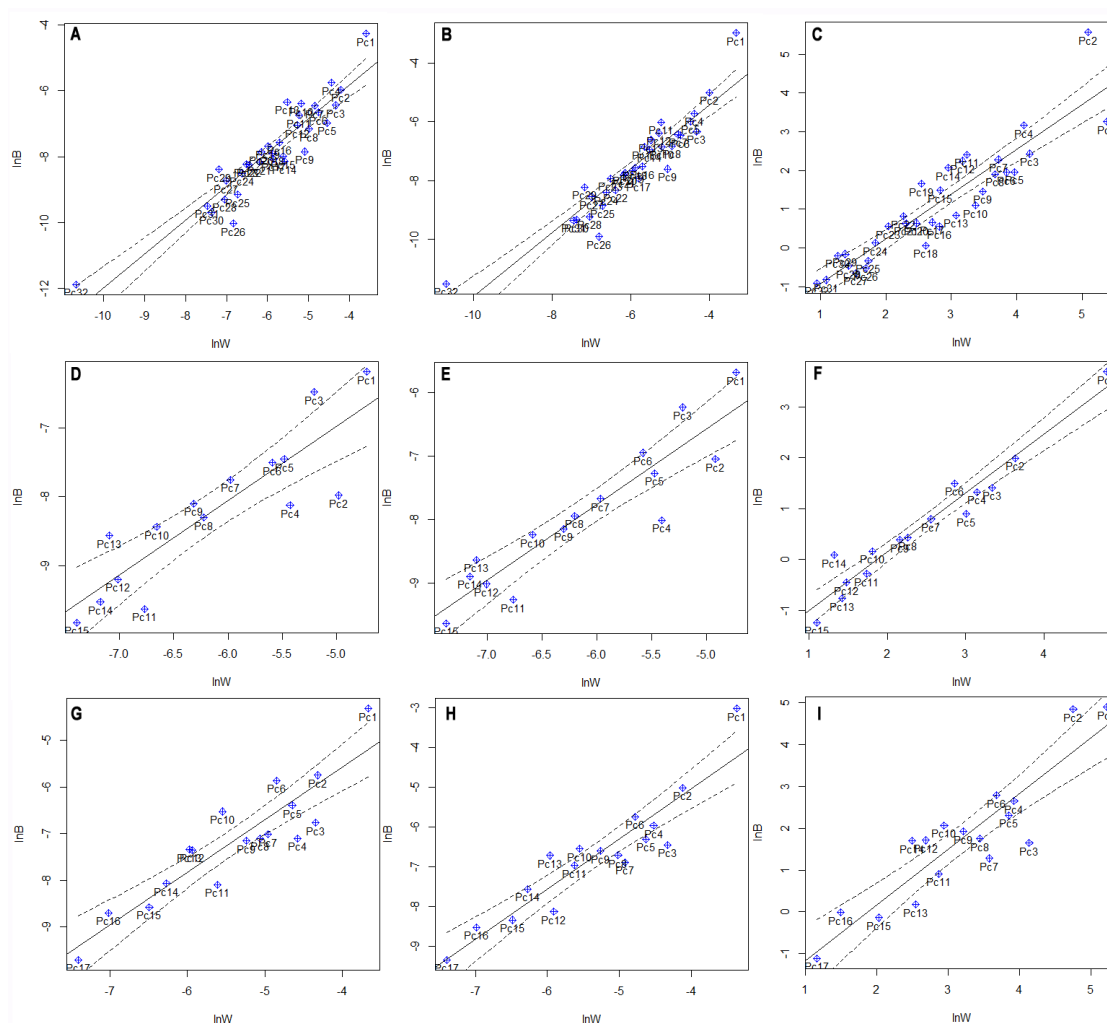


Figura 7.15. Regresión entre el logaritmo natural de la variación entre muestras (LnB) sobre el logaritmo natural de los autovalores de W o variación dentro (LnW) y los respectivos límites de los intervalos de confianza al 97.5% de la pendiente. Estos resultados hacen referencia a diferentes módulos craneales, el total de las muestras y para los tres tipos de variables analizadas. A, D, G configuración craneal total, módulo facial y módulo bóveda/base empleando residuos; B, E, H configuración craneal total, módulo facial y módulo bóveda/base empleando radios de Mosimann; C, F, I configuración craneal total, módulo facial y módulo bóveda/base empleando variables crudas.

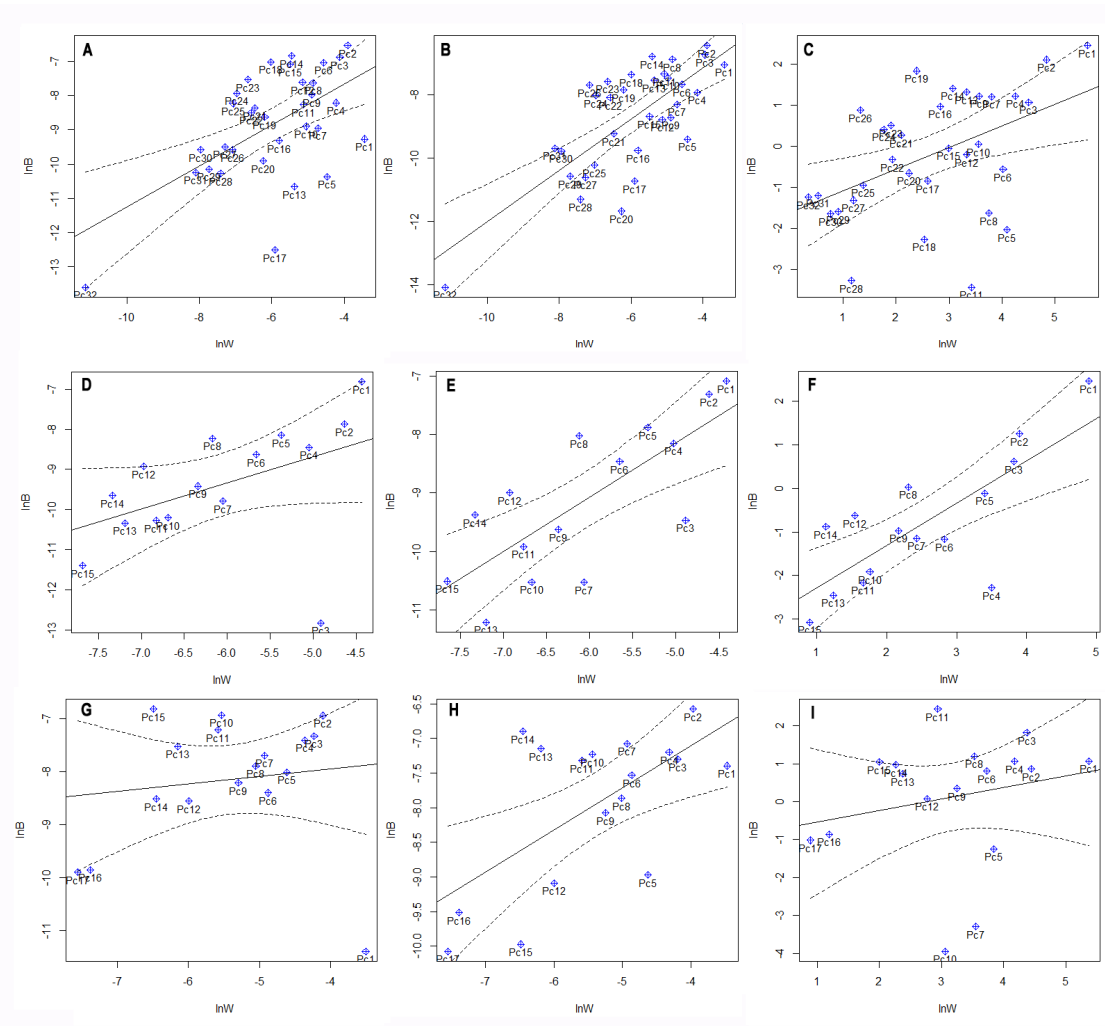


Figura 7.16. Regresión entre el logaritmo natural de la variación entre muestras (LnB) sobre el logaritmo natural de los autovalores de W o variación dentro (LnW) y los respectivos límites de los intervalos de confianza al 97.5% de la pendiente. Estos resultados hacen referencia a diferentes módulos craneales y para los tres tipos de variables analizadas en los grupos pre-3500 años ^{14}C AP del Norte de los Andes. A, D, G configuración craneal total, módulo facial y módulo bóveda/base empleando residuos; B, E, H configuración craneal total, módulo facial y módulo bóveda/base empleando radios de Mosimann; C, F, I configuración craneal total, módulo facial y módulo bóveda/base empleando variables crudas.

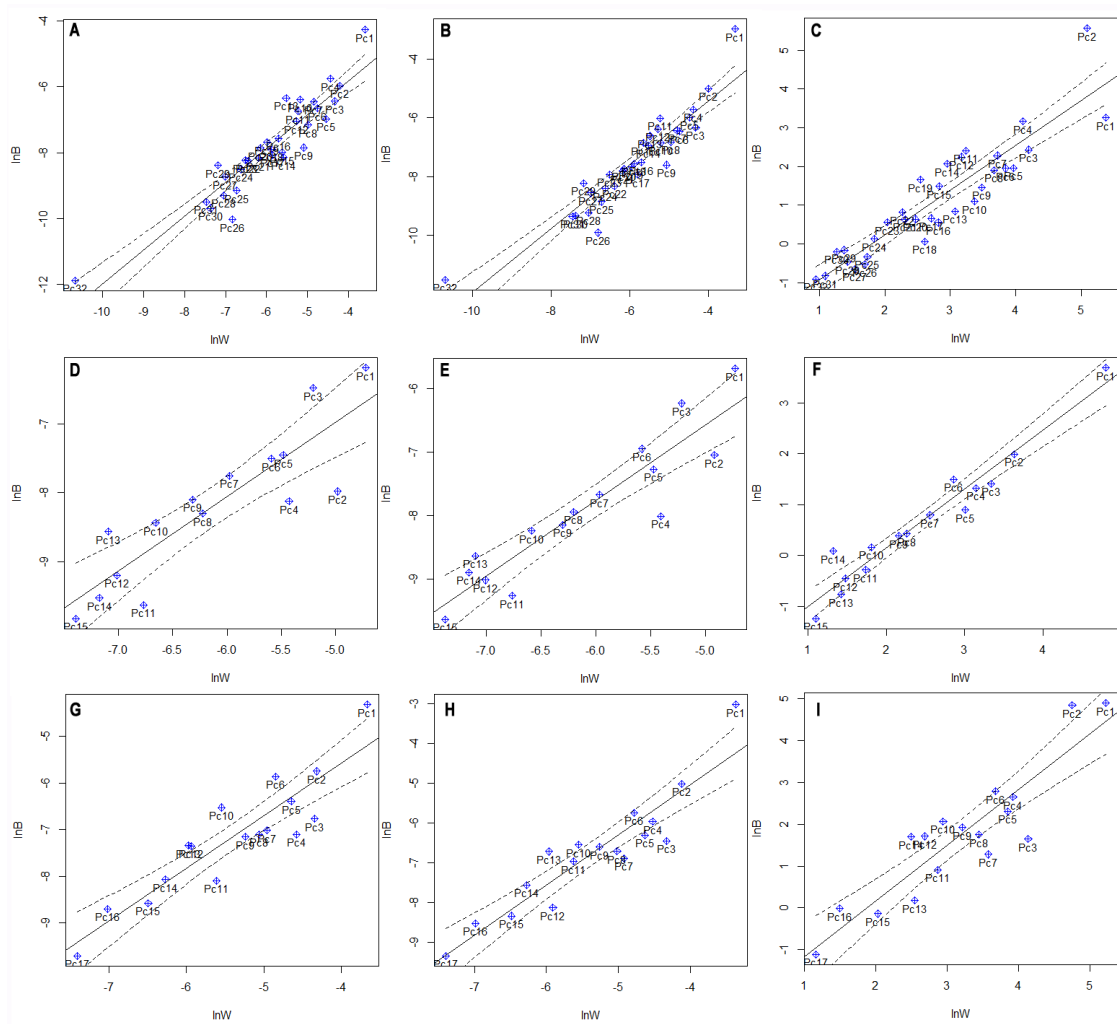


Figura 7.17. Regresión entre el logaritmo natural de la variación entre muestras (LnB) sobre el logaritmo natural de los autovalores de W o variación dentro (LnW) y los respectivos límites de los intervalos de confianza al 97.5% de la pendiente. Estos resultados hacen referencia a diferentes módulos craneales y para los tres tipos de variables analizadas en los grupos en el rango 2500 – 350 años ^{14}C AP del Norte de los Andes. A, D, G configuración craneal total, módulo facial y módulo bóveda/base empleando residuos; B, E, H configuración craneal total, módulo facial y módulo bóveda/base empleando radios de Mosimann; C, F, I configuración craneal total, módulo facial y módulo bóveda/base empleando variables crudas.

VII.5.4. Modelos de poblamiento y microevolución para el Norte de los Andes

Como se mencionó previamente existen diversas hipótesis sobre la forma como se pobló el norte de los Andes durante la transición Pleistoceno/Holoceno y sobre la evolución ocurrida durante el Holoceno las cuales se expresan en forma de matrices de diseño en la tabla 7.3. Las correlaciones de Mantel entre la distancia biológica y cinco modelos de poblamiento/microevolución se presentan en la tabla 7.35. Únicamente el modelo niveles variables de diversidad, una población fundadora y diferenciación post Holoceno medio (M1) mostró un coeficiente significativo después del ajuste Bonferroni lo cual indica que el patrón de distancias biológicas en el Norte de los Andes se explica por el ingreso de una o más

poblaciones fundadoras con niveles bajos/medios de diversidad y diferenciación intrarregional posterior al Holoceno medio. Es importante mencionar que el modelo de diferenciación este-oeste (Keyeux y Usaquén, 2006) presenta un ajuste relativamente bueno aunque no significativo. Los demás modelos presentaron coeficientes muy bajos indicando poca relación con la diversidad morfológica observada. Aparte en la tabla 7.36 se presentan las correlaciones parciales según la prueba Smouse-Long-Sokal en donde se controlaron los efectos de otro modelo y del clima sobre la relación entre la diversidad morfológica craneofacial y las hipótesis de poblamiento/microevolución para el norte de los Andes. Esto permite evaluar cual modelo presenta el mejor ajuste según el valor p después de la corrección Bonferroni para múltiples comparaciones. Según esta tabla el único modelo que mostró correlaciones altamente significativas fue el M1 cuando los efectos de los modelos M4 y M5 fueron controlados. Así mismo cuando los efectos del clima fueron controlados dicho modelo continúa mostrando una correlación significativa indicando que en efecto el clima posee algún efecto sobre la diversidad morfológica. En conclusión según estos resultados el modelo que mostró el mejor ajuste fue el que sugiere el ingreso y dispersión de una o más poblaciones fundadoras y poco diversas con notable divergencia post Holoceno Medio.

Tabla 7.35. Correlaciones de mantel entre la matriz de distancias biológicas (D^2) calculada entre 13 grupos, cinco matrices diseñadas que representan varias hipótesis de poblamiento y de microevolución para el Norte de los Andes.

Distancia	Hipótesis	r	P
D^2	Niveles variables de diversidad, una población fundadora y diferenciación post Holoceno medio (M1)	0.470	<i>0.013</i>
D^2	Dos poblaciones fundadoras y diferenciación este-oeste (M2)	0.319	0.050
D^2	Dos componentes biológicos (M3)	0.271	0.137
D^2	Una población fundadora mínima diversificación morfológica (M4)	0.205	0.135
D^2	Una población fundadora y diversificación morfológica post-Holoceno Medio (M5)	-0.022	0.936

Resultados significativos se muestran en negrita y cursiva después de la corrección Bonferroni $\alpha=0.017$

Tabla 7.36. Resultados de la prueba Smouse-Long-Sokal para correlaciones parciales controlando los efectos de hipótesis competentes y una matriz de distancia euclidiana calculada a partir de variables climáticas.

Distancia	Modelo	Constante	r	P
<i>Distancias morfológicas vs. 5 modelos controlando otros modelos</i>				
D^2	M1	M2	0.382	0.035
D^2	M1	M3	0.404	0.022
D^2	M1	M4	0.515	0.007
D^2	M1	M5	0.542	0.003
D^2	M2	M3	0.275	0.090
D^2	M2	M4	0.318	0.054
D^2	M2	M5	0.331	0.047
D^2	M3	M4	0.318	0.042
D^2	M3	M5	0.354	0.026
D^2	M4	M5	0.207	0.105
<i>Distancias morfológicas vs. 5 modelos controlando por clima</i>				
D^2	M1	Clima	0.462	0.016
D^2	M2	Clima	0.285	0.090
D^2	M3	Clima	0.303	0.075
D^2	M4	Clima	0.172	0.215
D^2	M5	Clima	0.004	0.986

Resultados significativos se muestran en negrita y cursiva después de la corrección Bonferroni $\alpha=0.017$

VIII. MORFOLOGÍA CRANEOFACIAL (II): ANÁLISIS CRANEOMÉTRICOS A ESCALA CONTINENTAL

VIII.1 Materiales y Métodos

Es operativo dividir el estudio de los patrones de diversidad craneofacial a nivel regional y continental debido a que se basan en distintos tipos de muestras que poseen una cobertura espacial mucho más amplia e incluyen un número distinto del conjunto de rasgos empleados en los análisis regionales. En el presente capítulo, continuación de los dos discutidos previamente, se abordan exclusivamente los patrones de diversidad craneofacial de los grupos del Pleistoceno final y Holoceno temprano/medio de Colombia en el contexto de la diversidad Americana temprana (*i.e.* 12,000-4000 años ^{14}C AP). De manera interesante a pesar de las limitaciones de las variables morfométricas clásicas respecto de las morfogeométricas (coordenadas de *landmarks* en 2D y 3D) la actual base de datos cuenta con casi 200 cráneos humanos del periodo 4 - 11 ka de toda América y es por lejos la más completa y por ahora confiable evidencia sobre la diversidad biológica humana temprana en América. Para los análisis desarrollados en el presente capítulo se contó con individuos y muestras dispersas por toda América no obstante el mayor número de individuos se concentra en Sur América (Tabla, 6.2, Figura, 6.12). Sorprendentemente hasta la fecha ningún estudio abordó *exclusivamente* la diversidad Americana temprana con un número alto de fósiles para sugerir interpretaciones sobre la forma, patrón y tiempo de la dispersión de los humanos modernos sobre el continente Americano desde fines del Pleistoceno (sin embargo ver Kathleen, 2012). Al igual que en el capítulo anterior se emplearon múltiples métodos estadísticos desde el enfoque *model free* básicamente correlacionales para hacer interpretaciones sobre el poblamiento inicial, la diversidad y evolución morfológica de los grupos tempranos en América. Entre ellos están ACP y AFD, biodistancias Δ^2 (estimador no sesgado de D^2 de Mahalanobis) así como pruebas de correlación y ANOVA para evaluar diferencias en el tamaño craneofacial y dimorfismo sexual incluyendo, análisis de autocorrelación espacial y correlación de matrices y matrices diseñadas para poner a prueba un conjunto de hipótesis sobre la forma del poblamiento inicial. Todos estos métodos fueron descritos detalladamente en el capítulo anterior y por lo tanto no se repetirán aquí. Se emplearon 17 medidas lineales “howellianas” (GOL, XCB, BBH, BNL, BPL, AUB, ASB, FRC, FMB, ZMB, OCC, NPH, NLB, OBH, OBB, MAB, MDH), estandarizadas según Darroch y Mosimann (1985). Debido a que es común que algunas partes craneales en especímenes antiguos falten o estén deterioradas en algunos casos fue necesario completar las matrices de datos para lo cual se empleó el mismo método de imputación mencionado en el capítulo VII.

VIII.2. Resultados y discusión

En total se analizaron 173 individuos pertenecientes a seis muestras Norte de los Andes Holoceno temprano (NAHT Colombia); Norte de los Andes Holoceno medio (NAHM Colombia); diferentes individuos del oriente de Sudamérica incluyendo Lagoa Santa y otras regiones (Brasil); Cono Sur (CS Chile y Argentina); cuenca de México y Yucatán (MEX) y Norte América (NAM Estados Unidos) con un rango cronológico que oscila entre los *ca.* 4000 y 11,000 años ^{14}C AP. La muestra de Brasil está integrada por individuos en distintos rango temporales no obstante un ACP y AFD incluyendo distancias D^2 (resultados no mostrados) indicó que ambas muestras son relativamente similares a nivel fenotípico por lo que fueron agrupadas bajo un mismo rotulo “Brasil”. Según Neves y Hube (2005) este conjunto de individuos representaría una secuencia entre los 8000 y 11,000 años ^{14}C AP. No obstante un análisis detallado de la estructura cronológica de los sitios tempranos de Brasil con restos óseos humanos indica que de hecho varios ($n=20$) se ubican entre los *ca.* 4000 y 8000/9000 años ^{14}C AP (Dillehay., 2000; Bueno et al., 2013). Previo a los análisis se investigó el papel del tamaño y del dimorfismo sexual en la diversidad craneofacial de las muestras investigadas. En la tabla 8.1 se muestran las estadísticas descriptivas del tamaño craneal (media geométrica) incluyendo el tamaño muestral, la media, el desvío y el error estándar así como los intervalos de confianza por debajo y por encima del 95%. Una prueba univariada de significación ANOVA para la MG mostró que hay diferencias significativas entre las muestras estudiadas (suma de cuadrados $SS=485$; $gl=1$; cuadrados medios $MS=97$; valor- $F=11,93$; $p=0,000$). Dicha diferenciación se aprecia notablemente en las figura 8.1A (medias) donde la muestra de Brasil es significativamente diferente del resto con un tamaño geométrico menor. El resto de muestras poseen un tamaño mayor aunque decreciente en el sentido MEX, NAM, CS, NAHT y NAHM. La figura 8.1B muestra la correlación entre la MG y el CP1 calculado sobre las variables estandarizadas cuyos coeficientes significativos indican que hay una asociación significativa entre el tamaño y la forma craneofacial ($r^2=0,430$; $r=0,656$ $p=0,000$) por lo que los componentes o en su defecto las raíces canónicas representan a la forma alométrica y deben ser interpretados en ese sentido. En cuanto al sexo una prueba MANOVA sugirió que existen diferencias entre sexos empleando las 17 variables estandarizadas (Wilks=0,798; $F=2.4$; $gl= 16$; $p=0,000$) donde BBH, BPL y OCC fueron las únicas que presentaron diferencias significativas. Una prueba de homogeneidad de la varianza de Levene reveló que las únicas variables que se desvían del supuesto de homogeneidad son NLB ($F=5,37$; $gl=1,169$, $p=0,021$) y MAB ($F=5,76$; $gl=1,169$, $p=0,017$). Debido al reducido número de variables incluidas ninguna fue descartada a pesar de desviarse del supuesto de ausencia de dimorfismo sexual y de homogeneidad de la varianza.

Tabla 8.1. Estadísticos descriptivos para el tamaño craneal (MG) entre las muestras investigadas.

Muestra	N	Media	Desvío estándar	Error estándar	-95% IC	+95% IC
Brasil	79	76.20691	2.489058	0.280041	75.64939	76.76443
MEX	6	81.40675	3.267159	1.333812	77.97808	84.83543
NAM	7	80.40387	2.720182	1.028132	77.88812	82.91962
CS	7	79.63642	3.480781	1.315612	76.41723	82.85560
NAHT	28	79.29573	3.255770	0.615283	78.03327	80.55819
NAHM	44	79.12299	3.054999	0.460558	78.19419	80.05180
Total	173	77.95766	3.277596	0.250644	77.46289	78.45244

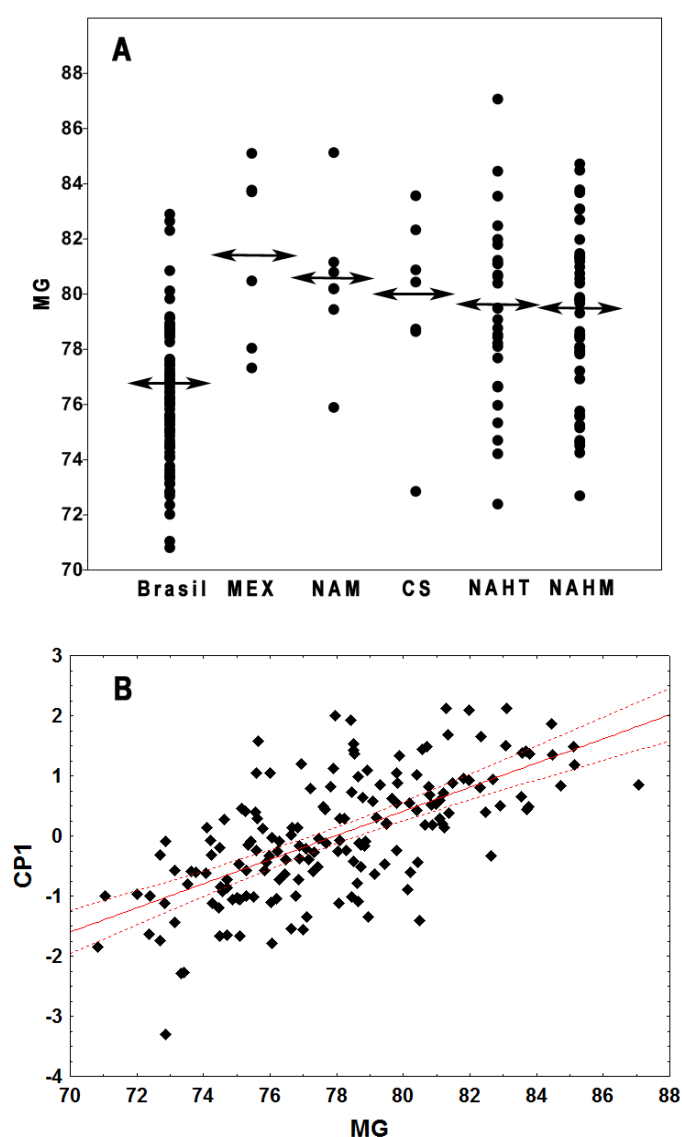


Figura 8.1. Diferencias en tamaño (MG) entre las muestras analizadas en el rango 4000-11,000 años ^{14}C AP. 8.1A distribución del tamaño por grupo, las flechas indican la media. 8.1B Correlación entre el tamaño (MG) y la forma (CP1) craneofacial en el total de los individuos analizados ($r^2 = 0,4309$; $r = 0,6564$, $p = 0,000$). La línea roja continua denota la pendiente y las punteadas los intervalos de confianza del 95%.

En la tabla 8.2 y la figura 8.2AB se presentan los resultados de un análisis de componentes principales sobre la diversidad craneofacial americana pre-5000 ¹⁴C AP empleando la muestra total. Se conservaron 5 componentes que representan el 64,2% de la varianza. El gráfico de dispersión de los dos primeros CPs (37% de la varianza) de la figura 8.2A indica relativamente poca diferenciación a nivel continental debido a la marcada superposición que existe entre muestras independientemente de su origen geográfico, indicando que para el marco temporal analizado (*ca.* 11-4 ka) la diversidad craneofacial en América no se había estructurado a nivel regional. Una mirada detallada indica que algunas muestras tienden a diferenciarse del resto como por ejemplo la muestra de Brasil que tiende a ocupar los valores positivos altos del CP1 mientras que la muestra del Holoceno medio del Norte de los Andes ocupa el lado izquierdo del gráfico correspondiente a los valores negativos altos del mismo componente lo cual indica que ambas muestras representan los extremos del vector morfológico americano pre-5000 AP. El resto de las muestras tempranas de Norte, Centro y Sur América ocupan una posición intermedia a lo largo del vector indicando similitud fenotípica. El CP2 por otro lado posee una estructura más compleja y difusa aunque tiende a diferenciar a la muestra del Holoceno medio del Norte de los Andes respecto a las demás muestra del Pleistoceno final/Holoceno temprano. El patrón visto se refuerza cuando observamos el biplot (Figura, 8.2B) y la tabla 8.2 los cuales muestran que las dos variables que caracterizan a los grupos ubicados en el lado izquierdo del gráfico se relacionan significativamente con la altura facial y del mastoides mientras que los grupos ubicados en el lado derecho se relacionan significativamente con la altura, el largo y ancho del neurocráneo y el ancho de la base y en menor medida con el ancho de la cara. Independientemente de la significación los autovectores negativos del CP1 caracterizan la variación en la región facial mientras que los positivos caracterizan al neurocráneo y la base a excepción de FMB y ZMB que caracterizan el ancho facial. En el CP2 por otro lado los autovectores positivos caracterizan a la altura y longitud craneal a excepción del ancho orbital y frontal mientras que los negativos se relacionan fundamentalmente con el ancho de diferentes regiones craneales como la región facial/nasal y la base/neurocráneo. El resto de los componentes (CP3-5 27,1% de la varianza) diferencian dicotómicamente distintos componentes craneales por ejemplo el CP3 diferencia la longitud de la base y neurocráneo del ancho neurocraneal, el CP4 distingue entre el ancho facial y del maxilar y el CP5 el ancho de la base del ancho del neurocráneo.

Aparte en las figuras 8.3-8.4 y las tablas 8.3.-8.4 se presentan los resultados del AFD entre 6 diferentes muestras empleando 17 variables craneométricas. Dicho análisis reveló que existen diferencias significativas entre los grupos (λ de Wilks 0,14076 aprox. $F(85,724)=4,2647$ $p<0,000$). En la tabla 8.3 se presentan los autovalores, la proporción de dispersión explicada y acumulada y una prueba de χ^2 para evaluar la significación de cada raíz. Las 4 primeras raíces

mostraron un valor χ^2 significativo, presentaron los autovalores más altos y expresan el 98% de la dispersión. En la tabla 8.4 se presentan los coeficientes estandarizados para las medidas craneométricas en las cinco primeras raíces canónicas cuyos altos valores representan las mejores discriminadoras. La raíz 1 con el mayor porcentaje de dispersión (72%) muestra un patrón de diferenciación del largo del cráneo respecto al ancho de diferentes componentes faciales. Las variables con coeficientes altos - las mejores discriminadoras - resaltan la variabilidad en la longitud del neurocráneo y la base y la altura del proceso mastoides y la órbita. Los coeficientes distinguen en forma dicotómica las muestras de Brasil y del Norte de los Andes del Holoceno temprano y medio respectivamente. La posición intermedia de México y el Cono Sur revela similitud en relación con dichas variables. Llama la atención la posición relativamente aislada de la muestra de Norteamérica lo cual indica una interesante diferenciación del resto de grupos analizados (Figura, 8.3). La raíz 2 con el 11% de la dispersión resalta la importancia de variables relacionadas con el largo y ancho del neurocráneo y la altura de la cara que básicamente permite distinguir a las muestras del Norte de los Andes y Brasil del resto. La raíz 3 con el 7% de la dispersión muestra la importancia del largo del neurocráneo y la base del ancho y altura de la cara patrón que parecería diferenciar la muestra de México y el Cono Sur del resto (Figura, 8.3). Finalmente las raíces 4 y 5 con el 8% muestran el patrón opuesto a las raíces 1 y 2 en términos de la diferenciación de las muestras (i.e. las muestras de Colombia vs. Brasil se agrupan y se diferencian del resto) donde resalta el poder discriminatorio de la altura craneal y largo de la base y el ancho de algunos componentes faciales y la altura del mastoides.

En la tabla 8.5 se presenta la matriz de distancias biológicas Δ^2 entre cada par de muestras pre-5000 ^{14}C AP de América. La muestra más divergente y con los valores Δ^2 más altos y significativos fue la correspondiente al Holoceno medio del Norte de los Andes. Las muestras de Brasil y Norteamérica mostraron diferencias significativas con el resto de grupos. Este patrón de diferenciación indica por un lado que los grupos con individuos pertenecientes al bloque temporal Holoceno medio tienden a divergir mucho contrario a las muestras del Cono Sur, México y Norteamérica los cuales muestran relativamente poca diferenciación. La representación gráfica de la matriz Δ^2 se presenta en la figura 8.4 mediante un análisis de coordenadas principales y líneas de conectividad (*minimum spanning tree*) 8.4A y un árbol consenso *neighbor-joining* con 5000 remuestreos *bootstrap* 8.4B. Claramente las muestras más divergentes son la del Holoceno medio del Norte de los Andes y de Norteamérica que ocupan lados opuestos en la coordenada 1 mientras que el resto se ubica en una posición central indicando similitud morfológica. La coordenada 2 por otro lado diferencia a las dos muestras del Norte de los Andes del resto y de Norteamérica. El árbol consenso *neighbor-joining* muestra cuatro diferentes *clusters* uno integrado por México y el Cono Sur, otro compuesto por las

muestras del Norte de los Andes del Holoceno temprano y medio y en dos ramas aisladas la muestra de Brasil y Norteamérica. Dicha topología se ve fuertemente apoyada por los valores *bootstrap* que son generalmente altos (*i.e.* >0,70%).

El nivel de diferenciación fenotípica visto en América pre-5000 AP según los resultados mencionados está fuertemente influenciado por la divergencia entre las muestras de Brasil y de Colombia del Holoceno medio. Esto resalta dos aspectos importantes 1) que probablemente el patrón general de relaciones evolutivas entre muestras tempranas está distorsionado y 2) la inclusión de la muestra del Holoceno medio de Colombia representa probablemente un sesgo para la clara apreciación de la variación morfológica craneofacial en América durante la frontera Pleistoceno/Holoceno debido a su notable divergencia. Para solucionar esto se excluyeron de la muestra total los individuos ubicados cronológicamente entre los 4000-6000 años ¹⁴C AP y los que no tuvieran una base cronológica clara (Cerca Grande 2 y 5, Lapa do Caetano, Lapa D'água, Holoceno medio Norte de los Andes, Mata Mole, etc). Este procedimiento redujo la muestra a 109 individuos pero permitió acotarla cronológicamente (*ca.* 7000-11,000 años ¹⁴C AP) lo cual permite hacer inferencias menos sesgadas en términos estrictamente temporales.

Tabla 8.2 ACP entre grupos de América rango 4000-11,000 AP 64.2% del total de la varianza

Variable/PC	CP1 25%	CP2 12%	CP3 11.5%	CP4 8.2%	CP5 7.4%
XCB	<u>0.717451</u>	-0.115757	-0.044206	0.056485	0.120192
GOL	<u>0.778387</u>	0.318672	0.039140	0.168344	-0.209131
BBH	<u>0.621756</u>	0.316344	0.019750	0.069350	0.208410
BNL	<u>0.439668</u>	0.286319	0.174768	0.067266	-0.036274
BPL	-0.267580	0.139522	<u>0.431332</u>	0.335317	0.297046
AUB	<u>0.454696</u>	-0.232694	-0.573214	0.017525	<u>0.543635</u>
ASB	<u>0.618314</u>	-0.050913	-0.259797	0.219880	-0.519562
FRC	<u>0.429237</u>	0.335013	0.012326	-0.273853	0.122796
FMB	<u>0.399203</u>	0.160527	-0.004526	-0.256495	0.160877
ZMB	<u>0.439436</u>	-0.518890	0.379775	-0.504568	-0.168554
OCC	0.192714	0.098319	<u>0.671196</u>	0.141375	0.252304
NPH	-0.562604	0.125434	-0.008810	0.321302	-0.188049
NLB	-0.251077	-0.237693	0.002734	0.040533	0.027147
OBH	-0.185693	0.251879	-0.196477	-0.169145	-0.033604
OBH	0.109679	-0.067325	-0.050738	0.018342	0.047795
MAB	-0.085309	-0.729178	0.038323	<u>0.514606</u>	-0.042246
MDH	-0.719419	0.266669	-0.261809	-0.349642	-0.146236

*coeficientes de correlación negativos (en negrita) y positivos (en cursiva y subrayados) significativos (>0.4)

Tabla 8.3 AFD entre grupos de América rango 4000-11.000 AP 98% de la dispersión

Raíz	Autovalor	% acumulado de dispersión	R canónico	Lambda de Wilks	χ^2	gl	Nivel-p
1	2,285340	0.725	0.834037	0.140758	310.7734	85	0.000000
2	0,334544	0.831	0.500680	0.462437	122.2423	64	0.000016
3	0,242704	0.908	0.441931	0.617142	76.5009	45	0.002344
4	0,216838	0.977	0.422130	0.766926	42.0604	28	0.042794
5	0,071559	1.000	0.258419	0.933220	10.9547	13	0.614616

Tabla 8.4. Coeficientes estandarizados de 17 medidas craneométricas para las cinco raíces canónicas entre grupos de América rango 4000-11,000 AP

Variable	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4	Raíz 5
XCB	-0.03375	0.389040	-0.020612	0.213828	0.085718
GOL	0.19354	0.066101	0.816573	0.271466	-0.337215
BBH	-0.21606	-0.350354	-0.168823	0.755319	-0.548729
BNL	0.01672	-0.096963	0.487086	-0.187095	0.255111
BPL	-0.61700	-0.379549	0.129976	0.319146	-0.609261
AUB	-0.14007	-0.374891	-0.027195	0.242740	-0.169896
ASB	-0.06484	-0.521023	-0.003524	-0.155954	-0.079665
FRC	-0.43291	-0.735866	0.383173	0.043704	0.289697
FMB	-0.16252	-0.745959	0.174072	-0.218469	-0.195643
ZMB	0.13524	-0.262522	0.157333	0.553859	0.244977
OCC	-0.10809	-0.548524	0.100373	0.400471	0.074322
NPH	-0.05397	-0.432548	-0.098552	0.013729	0.361921
NLB	-0.36411	-0.721531	0.436402	0.500569	0.210309
OBH	-0.49417	-0.363903	0.088012	-0.339033	-0.210736
OBH	0.03875	0.174747	-0.350334	0.222988	-0.198471
MAB	0.16245	-0.311003	0.774160	0.054337	-0.611203
MDH	-0.99012	-0.360883	0.859158	0.736589	-0.294514

Valores en negrita denotan coeficientes altos.

Tabla 8.5 Matriz de distancias biológicas Δ^2 entre grupos de América rango 4000-11,000 AP.

Grupo	Brasil	MEX	NAM	CS	NA HT	NA HM
Brasil	0.00					
MEX	5.92901*	0.00				
NAM	8.23225**	10.58007*	0.00			
CS	5.90283*	3.76185	10.97899*	0.00		
NA HT	5.12729**	5.73358	10.95455**	6.58540*	0.00	
NA HM	12.78141**	9.87552**	17.76582**	10.51599**	4.58505**	0.00

* $p > 0.05$; ** $p > 0.001$

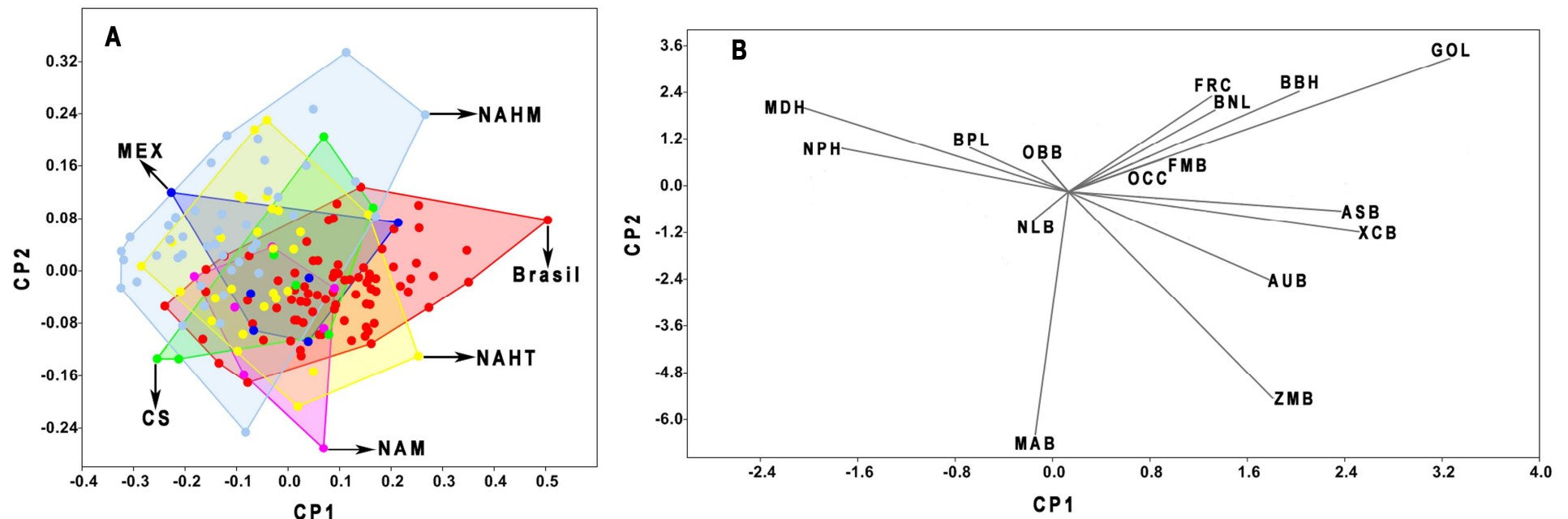


Figura 8.2. ACP entre grupos pre-4000 años ^{14}C AP a partir de 17 variables estandarizadas. A. Gráfico de dispersión de los dos primeros (25% y 12% de la varianza respectivamente) entre el total de los individuos de las 6 muestras analizadas agrupadas por convexas envolventes (*convex hulls*) que incluyen el total de la dispersión de los individuos. NAHT: Norte de los Andes del Holoceno temprano; NAHM: Norte de los Andes del Holoceno medio; Brasil: diferentes sitios de Brasil; MEX: Cuenca de México; CS: Cono Sur; NAM: Norteamérica. B. Biplot de las variables analizadas y su contribución a la diferenciación vistas en cada componente.

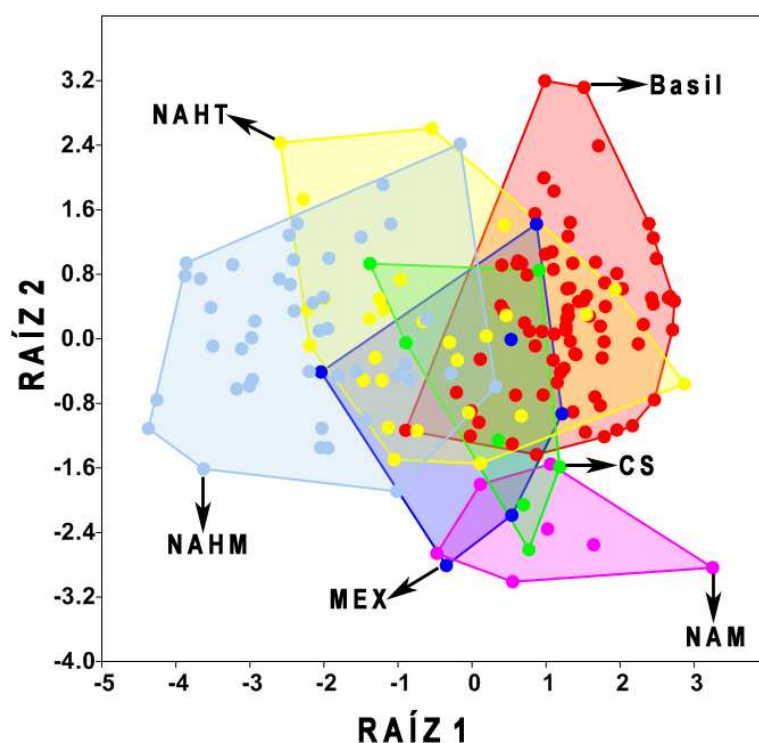


Figura 8.3. Gráfico de dispersión de las dos primeras raíces canónicas (72.5% y 10.6% de la dispersión respectivamente) entre grupos pre-4000 años ^{14}C AP agrupados por convexas envolventes (*convex hulls*) que incluyen el total de la dispersión de los individuos. NAHT: Norte de los Andes del Holoceno temprano; NAHM: Norte de los Andes del Holoceno medio; Brasil: diferentes sitios de Brasil; MEX: Cuenca de México; CS: Cono Sur; NAM: Norteamérica.

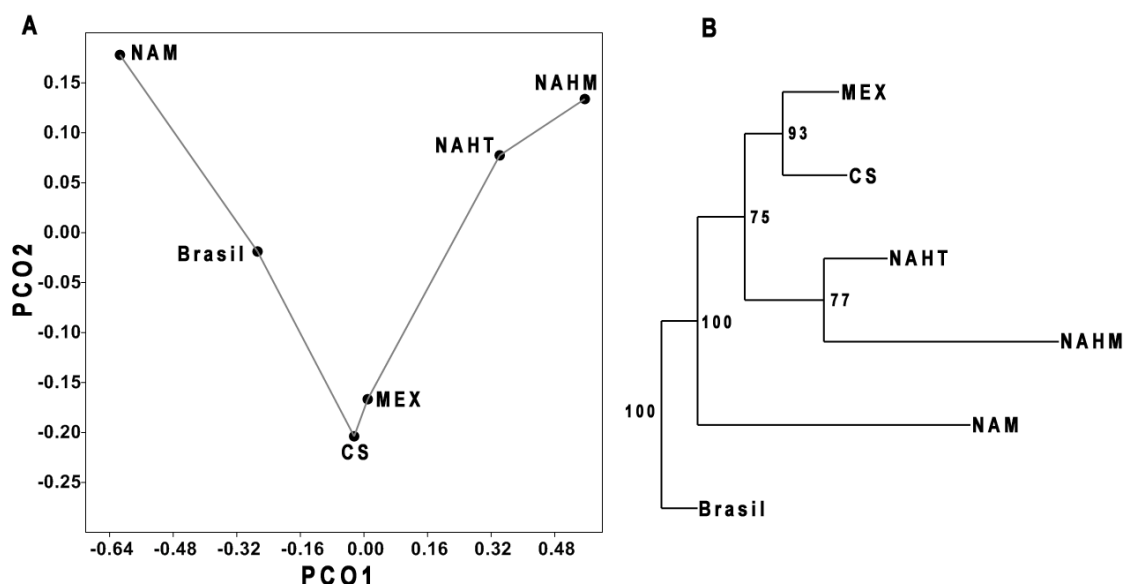


Figura 8.4. A: Análisis de coordenadas principales de la matriz D^2 entre las muestras pre-4000 años ^{14}C AP y líneas de conectividad (*minimum spanning tree*) entre cada par de muestras. B: Árbol consenso *neighbor-joining* con 5000 remuestreos *bootstrap*.

En la tabla 8.6 y la figura 8.5AB se presentan los resultados de un ACP sobre la muestra total donde se conservaron 5 CPs que representan el 63% de la varianza total. El gráfico de dispersión (Figura, 8.5A) muestra de nuevo la diferenciación dicotómica, aunque menos

marcada, entre las muestras de Brasil y del Norte de los Andes del Holoceno temprano donde los primeros se ubican en el lado positivo del CP1 (25% de la varianza) y los últimos en el lado izquierdo. Aún así se evidencia una superposición entre ambas muestras y la mayor dispersión de los individuos del NAHT. Las muestras de Norte América, México y el Cono Sur de nuevo se ubican en el centro del CP1 indicando similitud morfológica y un patrón menos disperso. Este gráfico también confirma que la forma craneofacial de Colombia y Brasil son los extremos del vector morfológico americano temprano. El CP2 (12% de la varianza) tiende a diferenciar las muestras de Colombia y Brasil del resto indicando que el patrón general de relaciones evolutivas entre individuos tempranos en América está fuertemente influenciado por estas muestras con morfologías bastante distintas. La tabla 8.6 y la figura 8.5B (biplot) muestran que las variables con autovectores positivos significativos en el CP1 son la altura, ancho y longitud del cráneo a excepción del ancho facial mientras que las variables con autovectores negativos significativos son la altura del mastoides y la altura facial. La estructura del CP1 muestra que los pesos positivos diferencian a la muestra de Brasil y a algunos pocos individuos del resto de grupos, mientras que los pesos negativos diferencian a la muestra NAHT junto con la mayoría de individuos del resto de grupos de la muestra de Brasil. El CP2 posee una estructura más difusa aunque los autovectores positivos significativos describen cambios en la longitud y altura del cráneo donde los grupos NAHT y Brasil se diferencian del resto. Independientemente de la significación de los autovectores el biplot muestra que el CP1 diferencia el largo, ancho y altura del cráneo del ancho, largo y altura de diferentes componentes faciales y de la base. El CP2 por otro lado diferencia la altura y longitud del ancho de diferentes componentes craneofaciales. El resto de los CPs (27% de la varianza) tienden a diferenciar a nivel general el largo y alto de cráneo del ancho de algunos componentes faciales indicando que la principal diferenciación morfológica temprana en América se da en entre el neurocráneo y la cara.

Aparte en las tablas 8.7-8.9 y en las figuras 8.6 y 8.7AB se presentan los resultados del AFD incluyendo la matriz de distancias Δ^2 entre muestras tempranos de América. Según estos resultados el nivel de diferenciación entre grupos es altamente significativo (lambda de Wilks 0,15099 aprox. $F(68,347)=3,1643$ $p<0,000$). El grafico de dispersión (Figura 8.6) muestra a nivel general el mismo patrón que los análisis previos es decir una diferenciación importante entre los grupos de Brasil y el Norte de los Andes del Holoceno temprano. Los individuos de Norteamérica, México y el Cono Sur siguen conservando su posición central y poseen mayor similitud con el Norte de los Andes que con Brasil aunque la última también se superpone con el resto. La posición relativamente aislada de la muestra de Norteamérica es sugestiva de su diferenciación morfológica. En la tabla 8.6 se presenta un resumen del AFD donde las tres primeras raíces conservan el 95% de la dispersión y presentan un valor chi-cuadrado significativo. En la tabla 8.8 se indican los coeficientes estandarizados para las medidas

craneométricas en las tres primeras raíces canónicas cuyos altos valores representan las mejores discriminadoras. La primera raíz (61% de la dispersión) resalta el ancho y largo del neurocráneo y la longitud de la base y de diferentes componentes faciales como el ancho y alto facial, orbital, nasal y del maxilar. Esta división entre neurocráneo/base y cara reflejaría la diferenciación morfológica entre los individuos de Brasil y del resto y específicamente con la muestra temprana NAHT. La raíz 2 (20,5% de la dispersión) esta vez permite distinguir entre las muestras de Norteamérica, México y del Cono Sur de los grupos del NAHT y Brasil donde las primeras se diferencian por el largo y ancho del neurocráneo, el ancho del maxilar y la altura del mastoides mientras que las últimas se distinguen por el ancho de la cara y la base así como la altura del neurocráneo, el largo de la base y la altura facial y orbital. Por último la raíz 3 (12,2% de la dispersión) resalta el ancho de la cara, la nariz, el maxilar y la altura del mastoides y la longitud del frontal. La diferenciación poblacional que genera esta raíz no es clara aunque puede decirse que caracteriza a la muestra de Norteamérica dada su diferenciación del resto.

A partir del AFD se obtuvieron distancias D^2 las cuales fueron corregidas (Δ^2) y se presentan en la tabla 8.9. Dicha matriz muestra que hay diferencias importantes entre los grupos donde las más divergentes fueron Brasil y NAHT. Un análisis de coordenadas principales de la matriz Δ^2 (Figura, 8.7A) muestra que hay diferencias entre Brasil-NAM vs CS-NAHT-MEX en la CO1 y NAM-CS vs NAHT-Brasil-MEX. Un análisis de clusters por el método de Ward (8.7B) confirma este patrón de asociación donde se forman básicamente tres clusters uno integrado por las muestras Cono Sur y México cuyo valor de distancia es el más bajo, otro integrado por el Norte de los Andes del Holoceno temprano y Brasil con un valor alto de distancia y un cluster aislado compuesto por la muestra de Norteamérica más afín a los grupos del occidente y norte de Sur América.

Tabla 8.6 ACP entre grupos tempranos de América 7000-11,000 AP de América 64% del total de la varianza

Variable/PC	CP1 25%	CP2 12%	CP3 11.5%	CP4 8.2%	CP5 7.4%
XCB	<u>0.621484</u>	-0.379009	0.018800	-0.114913	0.128891
GOL	<u>0.643237</u>	<u>0.496082</u>	0.116979	0.004658	-0.264110
BBH	<u>0.575778</u>	<u>0.427280</u>	0.193542	0.005279	0.291550
BNL	0.277130	<u>0.482323</u>	0.029321	-0.020572	0.043993
BPL	-0.232035	<u>0.426580</u>	-0.263617	-0.083412	<u>0.516812</u>
AUB	<u>0.501512</u>	-0.315697	<u>0.428069</u>	0.226145	<u>0.488885</u>
ASB	<u>0.509631</u>	-0.344560	0.345311	-0.057659	-0.193159
FRC	<u>0.481195</u>	0.349648	0.053853	0.073413	-0.191497
FMB	0.370253	0.048612	0.087491	-0.163899	-0.123630
ZMB	<u>0.479968</u>	-0.120149	-0.700588	<u>0.481009</u>	-0.089380
OCC	0.262844	0.089286	-0.472085	-0.688215	0.166493
NPH	-0.660630	0.364913	0.134148	0.339767	0.133971
NLB	-0.212102	0.049074	-0.106139	0.233219	-0.032313
OBH	-0.087224	0.119838	<u>0.391978</u>	0.014511	-0.204705
OB	-0.046925	-0.028622	0.119509	-0.084845	0.037449
MAB	-0.322458	-0.355416	-0.265164	-0.012717	0.266243
MDH	-0.596395	-0.315835	0.153320	-0.193660	-0.405413

*coeficientes de correlación negativos (en negrita) y positivos (en cursiva y subrayados) significativos (>0.4)

Tabla 8.7. AFD entre grupos tempranos de América 7000-11.000 AP 100% de la dispersión

Raíz	Autovalor	% acumulado de dispersión	R canónico	Lambda de Wilks	χ^2	gl	Nivel-p
1	1.7263	0.618	0.795746	0.150988	183.3840	68	0.000000
2	0.5722	0.823	0.603480	0.411648	86.0960	48	0.000609
3	0.3399	0.945	0.503692	0.647436	42.1694	30	0.069218
4	0.1526	1.000	0.363958	0.867534	13.7837	14	0.465947

Tabla 8.8. Coeficientes estandarizados de 17 medidas craneométricas para cuatro raíces canónicas entre grupos tempranos de América 7000-11,000 AP

Variable	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4
XCB	0.978163	-0.541513	-0.140408	-0.69273
GOL	0.153751	-0.669343	0.477933	0.04241
BBH	0.304466	0.260653	-0.092085	-0.18402
BNL	0.591722	-0.544567	0.479364	-0.73870
BPL	0.869852	0.197243	0.203022	-0.06148
AUB	0.871793	-0.122385	0.015550	-0.40793
ASB	0.437334	0.246093	0.408421	-0.53292
FRC	0.532554	0.125481	0.771948	-0.95996
FMB	0.606005	0.470288	0.511550	-0.26845
ZMB	0.763326	-0.197287	0.074516	-1.01918
OCC	0.751690	0.052428	-0.021259	-0.75516
NPH	0.852687	-0.131342	0.200729	-1.46101
NLB	0.854789	-0.123701	0.516699	-1.15389
OBH	0.874236	0.016255	0.369334	-0.29817
OBB	0.428266	-0.318061	0.197383	-0.63953
MAB	0.737259	-0.610135	0.780685	-0.46254
MDH	0.998123	-0.716053	0.779117	-1.43817

Valores en negrita denotan coeficientes altos.

Tabla 8.9. Matriz de distancias biológicas Δ^2 entre grupos tempranos de América 7000-11,000 AP.

Grupo	Brasil	MEX	NAM	CS	NA HT
Brasil	0.00				
MEX	7.30601*	0.00			
NAM	9.07328**	9.231590	0.00		
CS	10.05157**	5.724138	9.668056	0.00	
NA HT	8.92746**	7.565284*	9.728322*	9.38917*	0.00

* p>0.05; **p>0.001

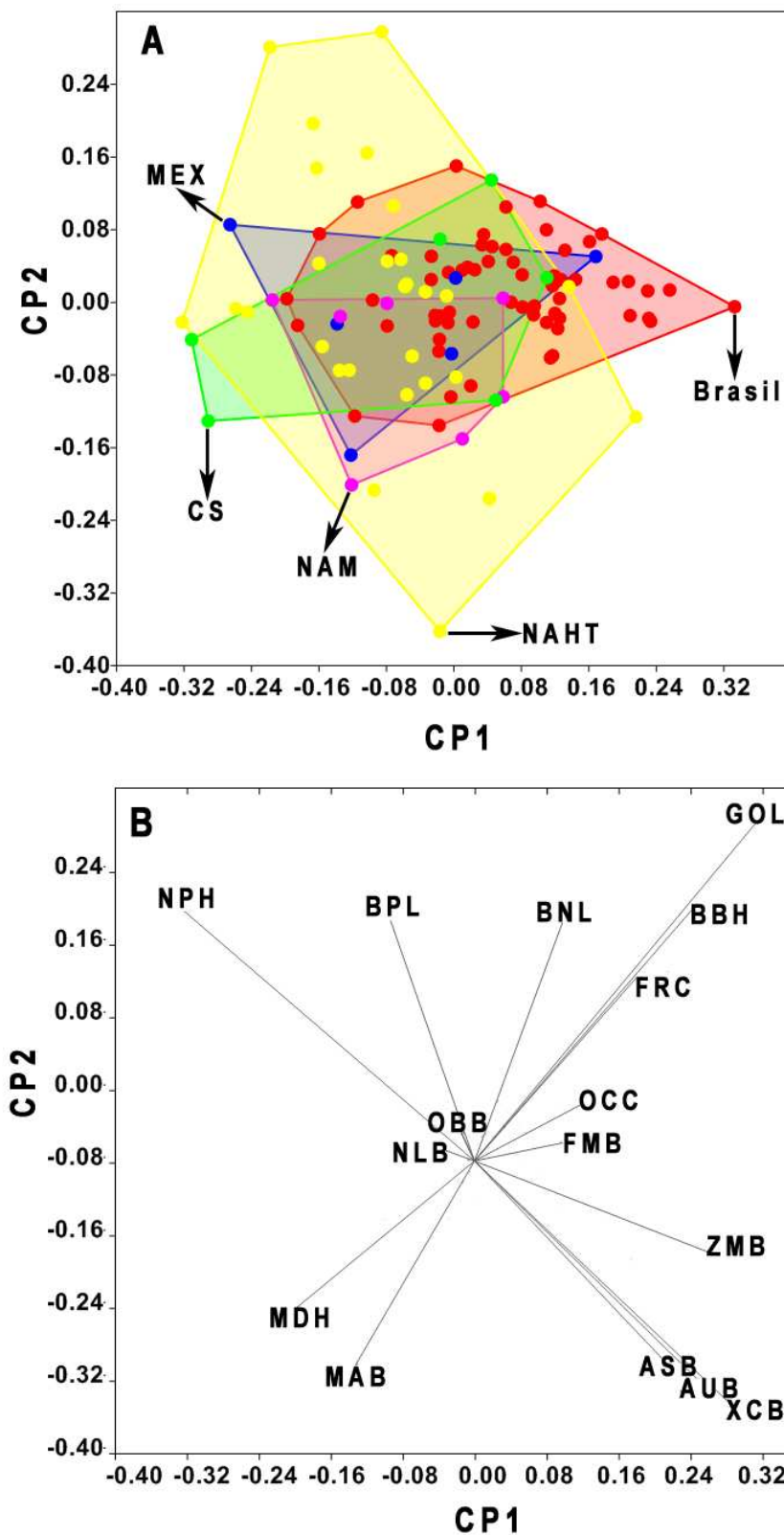


Figura 8.5. ACP entre grupos 7000-11,000 ^{14}C AP a partir de 17 variables estandarizadas. A gráfico de dispersión de los dos primeros componentes (25% y 12% de la varianza respectivamente) entre el total de los individuos de las 5 muestras analizadas agrupadas por convexas envolventes (*convex hulls*) que incluyen el total de la dispersión de los individuos. NAHT: Norte de los Andes del Holoceno temprano; Brasil: diferentes sitios de Brasil; MEX: Cuenca de México; CS: Cono Sur; NAM: Norteamérica. B. Biplot de las variables analizadas y su nivel de diferenciación en cada componente.

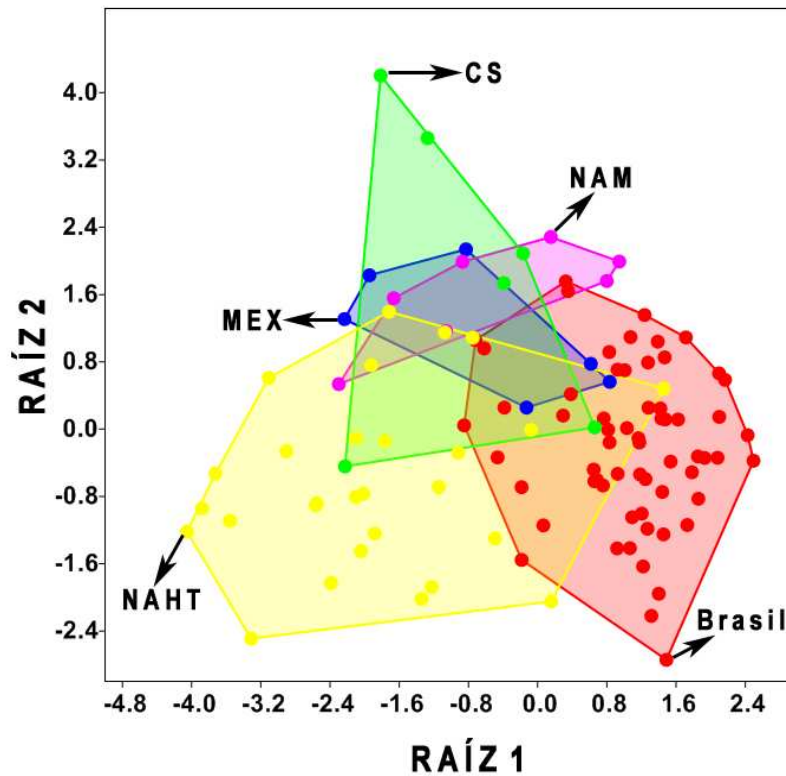


Figura 8.6. Gráfico de dispersión de las dos primeras raíces canónicas (61,8% y 20,5% de la dispersión respectivamente) entre grupos en el rango 7000-11,000 años ^{14}C AP agrupados por convexas envolventes (*convex hulls*) que incluyen el total de la dispersión de los individuos. NAHT: Norte de los Andes del Holoceno temprano; NAHM: Brasil: diferentes sitios de Brasil; MEX: Cuenca de México; CS: Cono Sur; NAM: Norteamérica.

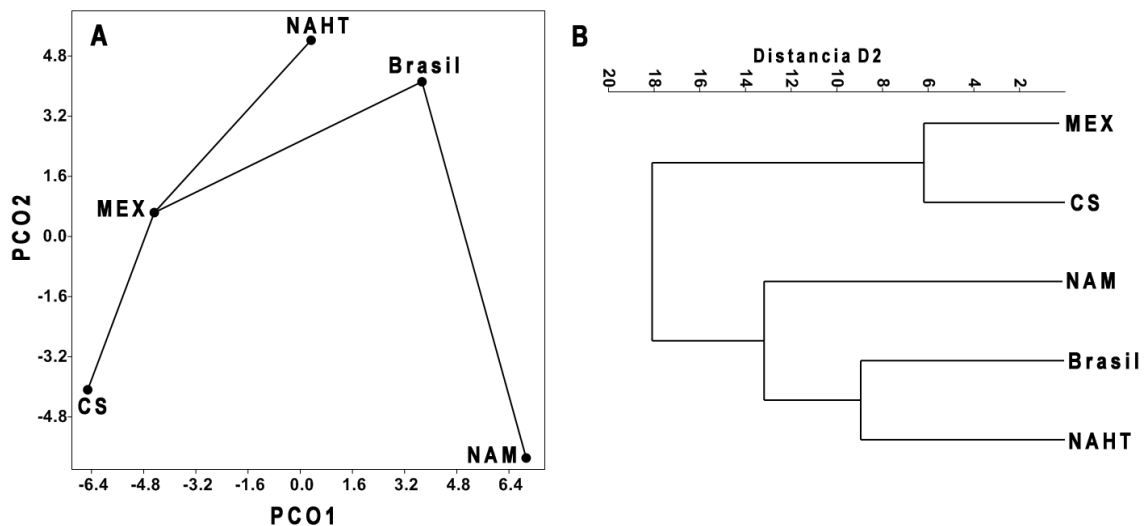


Figura 8.7. Gráfico de las relaciones evolutivas entre las muestras en el rango 7000-11,000 años ^{14}C AP investigadas obtenidas desde la matriz de distancias D^2 . A análisis de coordenadas principales de la matriz Δ^2 y líneas de conectividad (*minimum spanning tree*) entre cada par de muestras. B análisis de *clusters* por el método de agrupación de Ward.

Por otro lado se realizó un análisis de autocorrelación espacial para evaluar la estructura espacial de la diversidad morfológica craneofacial (entendida aquí como tamaño MG y forma CP1-4 ver Tabla 7.2) a nivel continental empleando autocorrelogramas y el estadístico de

correlación I de Moran. Los análisis fueron realizados en el programa SAM (Rangel *et al.*, 2010). Los resultados de este análisis se presentan en la tabla 8.10 y la figura 8.8. Se obtuvieron cinco clases de distancia con relativamente el mismo número de pares, no obstante dada la poca cantidad de grupos y la amplia extensión del continente los resultados deben ser visto con precaución aún así es interesante evaluar la estructura espacial de la variación craneofacial temprana. El correlograma del tamaño no mostró ningún valor significativo en ninguna de las cinco clases y la forma de dispersión es casi lineal cercana a 0 indicando una distribución al azar del tamaño craneofacial a nivel espacial. El CP1 por otro lado mostró valores significativos en las dos últimas clases y su forma indica un patrón de dispersión direccional de tipo truncado lo cual es consistente con variación clinal no tan marcada. Los valores altos y negativos en las primeras clases y altos y positivos significativos en las últimas indican un patrón opuesto es decir similitud a grandes distancias. Esto sugiere que la distribución espacial de la forma craneofacial no es aleatoria donde los grupos tempranos de América son similares aun a grandes distancias. En otras palabras la diferenciación marcada vista en momentos posteriores aún no se había dado. El CP2 no mostró estructura espacial y su forma indica un patrón de distribución aleatorio aunque los valores altos y negativos a menor distancia sugieren mayor diferenciación un patrón opuesto al visto en el PC1. El correlograma del PC3 tampoco muestra correlación entre distancia geográfica y diversidad morfológica y su forma indica el típico patrón de distribución aleatorio. Finalmente, el CP4 con el menor porcentaje de varianza explicada exhibe un patrón de distribución clinal de la diversidad craneofacial donde los valores positivos en las primeras clases sugieren similitud y los negativos en las últimas indican diferenciación fenotípica. La cuarta clase de distancia presentó un valor altamente significativo indicando que a grandes distancias (>7000 km) existe mayor disimilitud morfológica. En resumen el análisis de autocorrelación espacial sugiere poca estructuración de la diversidad craneofacial en momentos tempranos en América, de hecho algunos de los resultados muestran que a grandes distancias existe similitud fenotípica lo cual podría ser consecuente con un patrón de dispersión rápido y estructuración de la diversidad en momentos posteriores a los 7000 años ^{14}C AP.

En forma complementaria se evaluó a nivel gráfico la distribución espacial del tamaño y forma craneofacial entre los grupos tempranos de América usando mapas de interpolación (Figuras, 8.9 y 8.10). Tanto la distribución espacial del tamaño como de la forma alométrica no muestran un patrón definido tal y como se vio en el análisis de autocorrelación espacial. En cuanto al tamaño (Figura 8.9) la mayor diferenciación se da entre los grupos norteamericanos, México y Patagonia contra el Norte de los Andes y Lagoa Santa algo similar a lo visto en los análisis de relaciones evolutivas. Una vez más los resultados apoyan la hipótesis de similitud morfológica a escala continental más que de diferenciación. Respecto a la forma alométrica (Figura, 8.10) a nivel general se observa el mismo patrón aunque en Sudamérica al menos otras muestras

exhiben similitud con los norteamericanos. Este patrón gráfico no obstante sugiere que, en términos de forma, hay agrupaciones con poco sentido espacial como México, Norte de los Andes, Patagonia continental y el centro de Norteamérica aunque para la última región se evidencia un gradiente noreste-suroeste que podría indicar, entre otras cosas, alguna traza de desplazamientos tempranos a lo largo del este de Norteamérica. A modo de resumen puede decirse que los patrones craneofaciales tempranos en tamaño y forma alométrica en América no se habían diferenciado mayormente a nivel espacial durante el periodo 7000-11,000 AP y que reciente en el límite inferior de ese rango comienzan a emerger configuraciones espaciales (i.e. estructuración espacial) aún complejas de visualizar debido básicamente a lo incompleto del registro bioarqueológico de dicho periodo. De acuerdo con análisis recientes (v.g Perez *et al.*, 2011) existen una importante estructuración espacial de la diversidad craneofacial en el Holoceno tardío. Por lo tanto un momento clave para indagar por los orígenes de dicha estructuración es en el Holoceno medio básicamente para detectar qué procesos la generaron. Otro aspecto de suma relevancia que surge de este análisis espacial es la probable existencia de diferentes patrones de variación a lo largo del Holoceno en América lo cual implica que los patrones vistos durante el Holoceno tardío no son análogos a los ocurridos en otros momentos por lo que resulta sumamente complejo hacer inferencias del poblamiento temprano investigando exclusivamente la diversidad reciente. Esto a su vez confirma estudios reciente de ADN antiguo (Rasmussen *et al.*, 2014) que sugieren que la variación vista en Amerindios actuales no necesariamente explica la diversidad durante el Pleistoceno final.

Tabla 8.10. Análisis de autocorrelación espacial (correlogramas I de Moran)

Clase	# pares	Distancia	I Moran	Err Est	Valor P
Media Geométrica					
1	4	3141.52	0.340	0.499	0.237
2	2	3918.37	0.046	0.746	0.691
3	2	5585.30	-0.016	0.746	0.753
4	2	7530.23	0.059	0.746	0.679
5	2	10309.08	0.030	0.746	0.707
Componente Principal 1					
1	4	3141.52	-0.402	0.215	0.48
2	2	3918.37	-0.268	0.387	0.963
3	2	5585.30	-0.238	0.387	0.976
4	2	7530.23	1.089	0.387	0.001
5	2	10309.08	-1.295	0.387	0.007
Componente Principal 2					
1	4	3141.52	-0.407	0.441	0.723
2	2	3918.37	-0.658	0.607	0.501
3	2	5585.30	0.641	0.607	0.142
4	2	7530.23	-0.015	0.607	0.698
5	2	10309.08	0.052	0.607	0.618
Componente Principal 3					
1	4	3141.52	0.026	0.515	0.591
2	2	3918.37	-0.264	0.784	0.986
3	2	5585.30	-1.157	0.784	0.248
4	2	7530.23	-0.048	0.784	0.797
5	2	10309.08	0.696	0.784	0.228
Componente Principal 4					
1	4	3141.52	0.218	0.445	0.942
2	2	3918.37	0.190	0.618	0.476
3	2	5585.30	-0.246	0.618	0.995
4	2	7530.23	-2.026	0.618	0.004
5	2	10309.08	-0.453	0.618	0.743

Err Estand=error estándar del estadístico I de Moran; P= valor de probabilidad

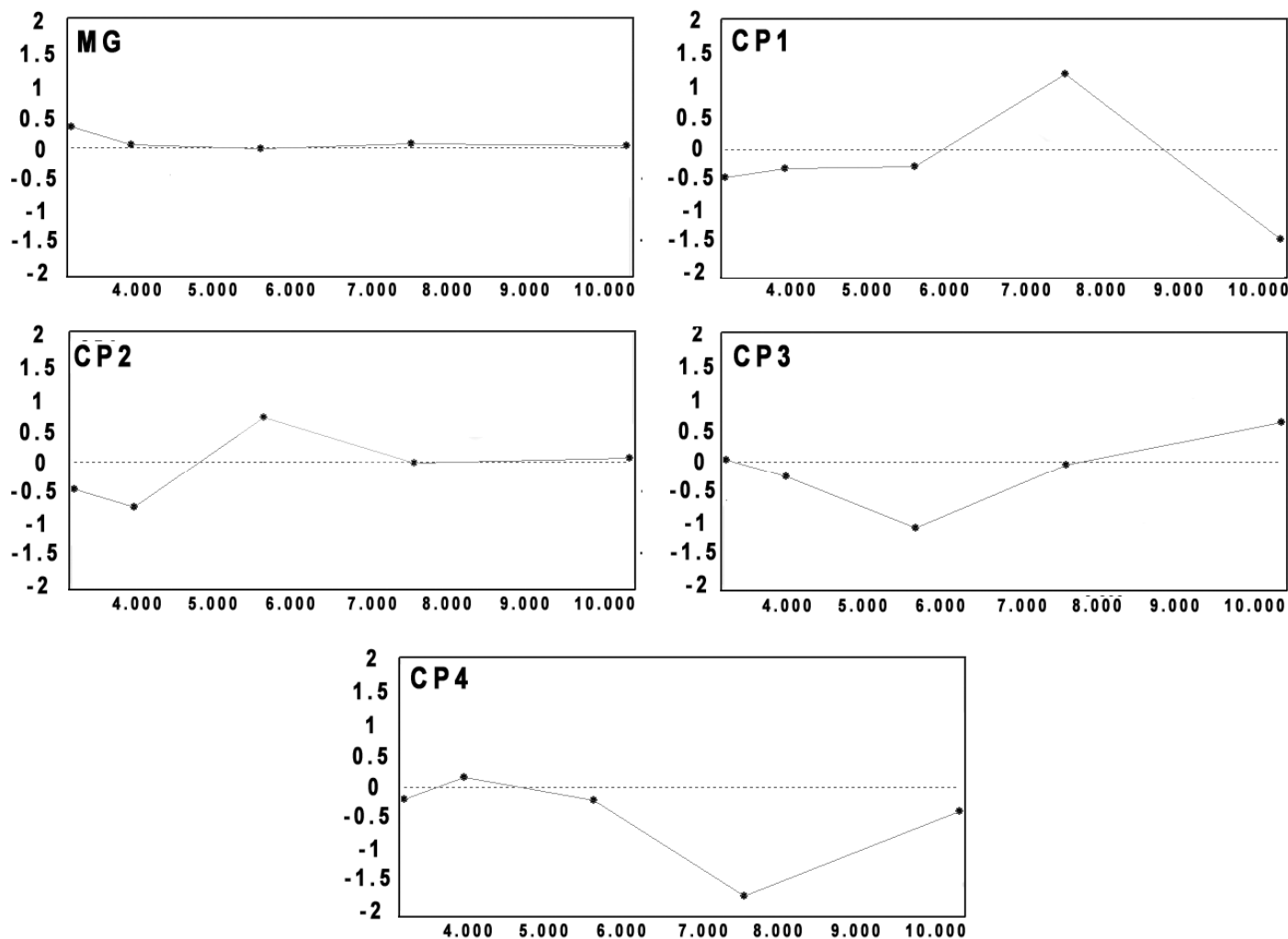


Figura 8.8. Correlogramas morfológicos para el tamaño (MG) y forma del cráneo (CP1-4) entre las muestras analizadas para el rango 4000-11,000 años ^{14}C AP. Cada correlograma describe la variable sobre la cual se explora su estructura espacial y se evalúa la autocorrelación espacial. Las unidades de distancia están en kilómetros sobre el eje x y los coeficientes de autocorrelación (I de Moran) sobre el eje y.

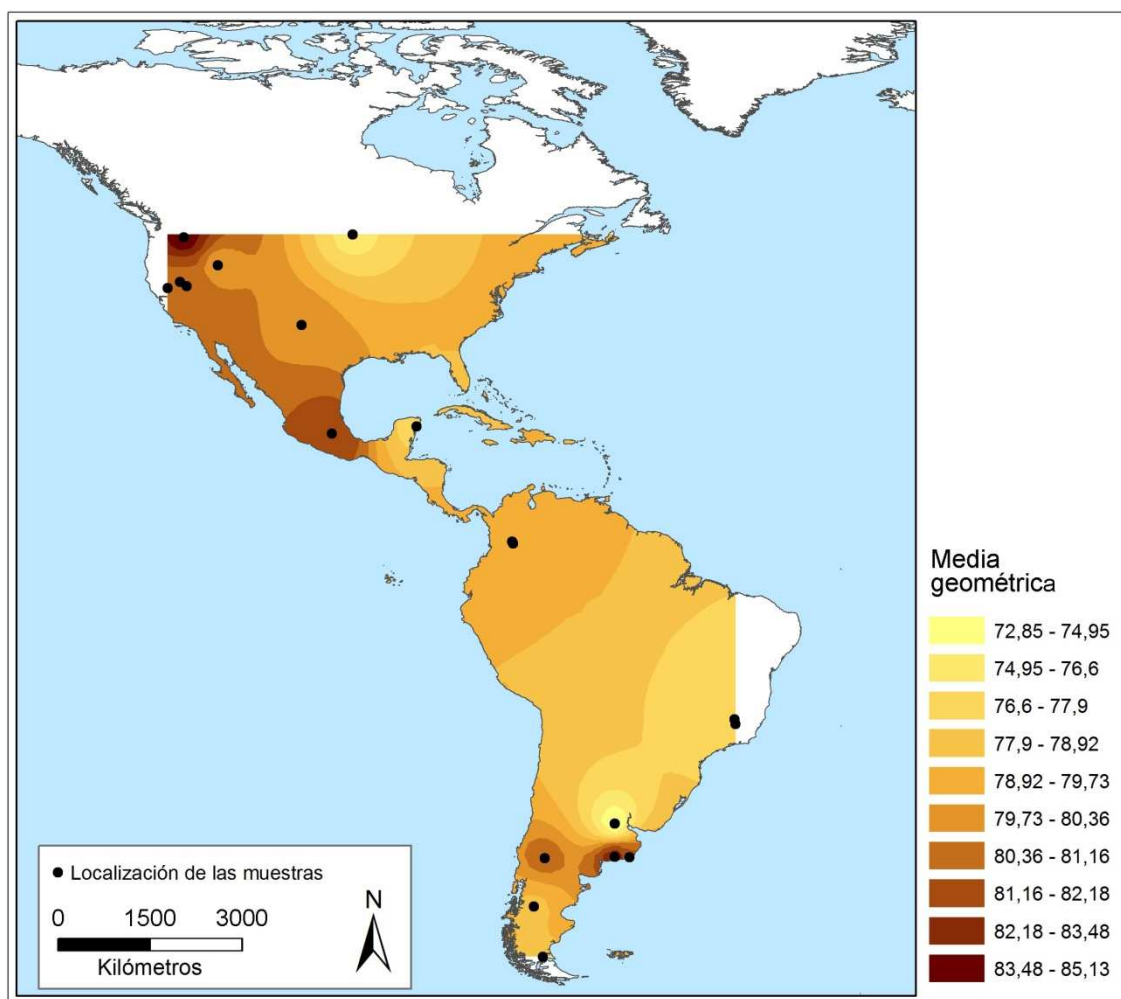


Figura 8.9. Mapa de interpolación de la tendencia geográfica del tamaño geométrico craneofacial según la media geométrica (MG) en muestras tempranas de toda América.

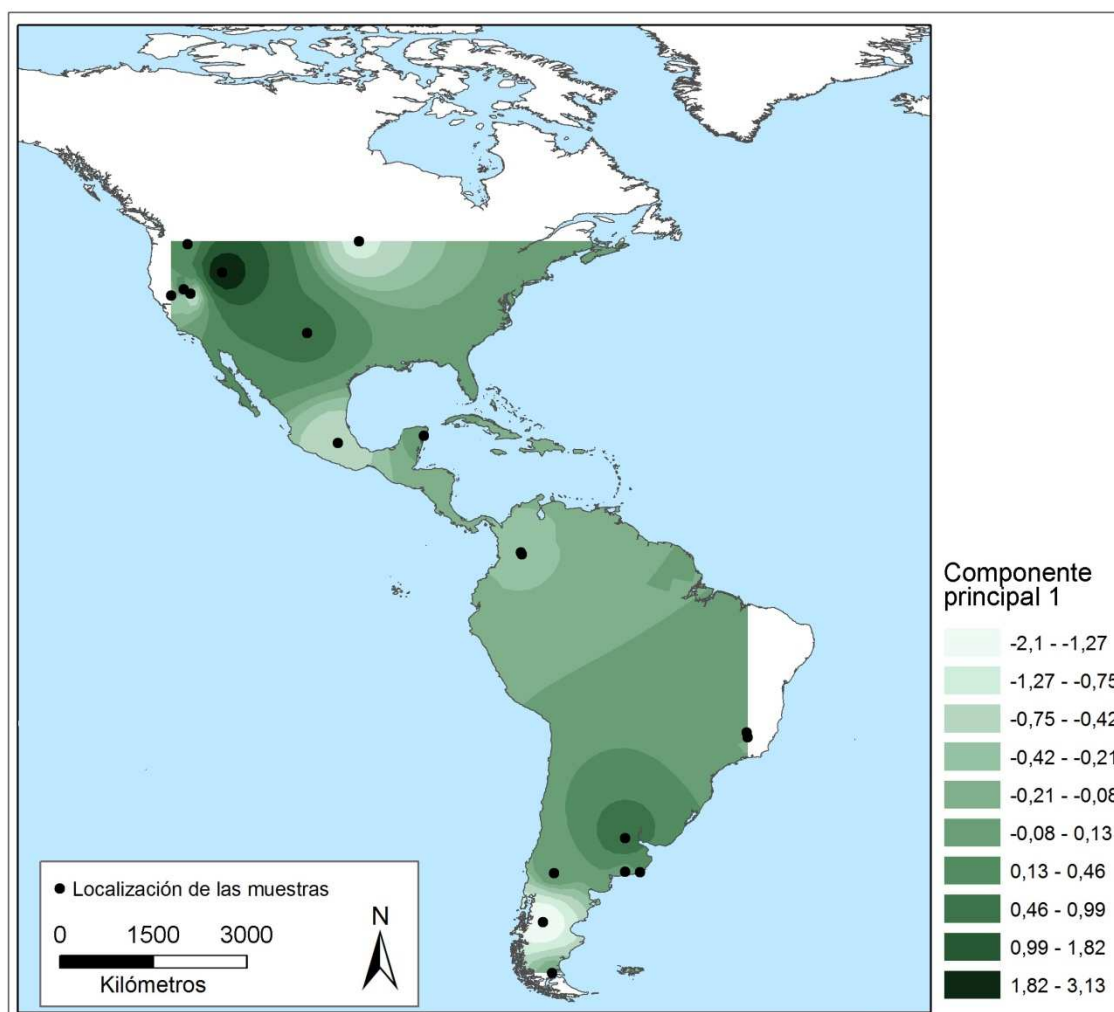


Figura 8.10. Mapa de interpolación de la tendencia geográfica de la forma alométrica craneofacial según el componente principal 1 (CP1) en muestras tempranas de toda América.

Aparte se evaluaron diferentes hipótesis de poblamiento mencionadas en el capítulo III las cuales se presentan en forma de matrices de diseño en la tabla 8.11 incluyendo una matriz de distancias geográficas en kilómetros obtenidas del programa *Google Earth* usando los procedimientos descritos en el capítulo anterior. En cada caso se usaron las coordenadas geográficas de los sitios arqueológicos de donde provienen las muestras y cuando las mismas cubren una región amplia como en el caso de la muestra Cono Sur y Norteamérica se calculó un “centroide” geográfico que representara la distribución de la muestra. Es necesario mencionar que muchas de las hipótesis de poblamiento sugeridas desde evidencias morfológicas son difíciles de evaluar tal y como han sido formuladas debido a que representan diferentes escenarios de microevolución más que de poblamiento donde las muestras tardías juegan un papel muy importante. En la presente investigación solo se incluyeron muestras del Pleistoceno final y del Holoceno temprano/medio de manera que muchos de los supuestos no se pueden evaluar y las hipótesis son puestas a prueba solo parcialmente. Esto se relaciona con el interés

de investigar la diversidad craneofacial americana en momentos tempranos que a pesar de la cantidad de investigaciones ha sido poco abordada en un contexto temporal acotado. A pesar que esto puede parecer un sesgo es de hecho una forma más coherente de abordar el poblamiento inicial del continente empleando bloques cronológicos de diversidad morfológica. Esta perspectiva es completamente opuesta a la de otros autores que tratan inferir a través del estudio de series tardías o actuales aspectos del poblamiento a nivel regional y continental bajo supuestos de que la diversidad reciente es un fiel reflejo de la diversidad temprana lo cual como se vio en los análisis de interpolación es muy problemático.

El modelo nulo a evaluar H_0 es el de correlación significativa y positiva entre la matriz de distancias biológicas y geográficas lo cual indica que la variación craneofacial temprana en América corresponde con un modelo de aislamiento por distancia APD. La H_1 describe un escenario donde los grupos tempranos Macroindios (en términos de Turner) poseen alta similitud morfológica dado que descienden de una única población fundadora norasiática donde toda divergencia debió generarse por microevolución *in situ* (Greenberg *et al.*, 1986; Turner, 1985). Así la distancia entre muestras Suramericanas posee un valor de 0 y de 0.5 entre las últimas y las de Centro y Norteamérica respectivamente simulando la diferenciación ocurrida durante la fase inicial de dispersión y los siguientes tres milenios. La H_2 por otro lado muestra un escenario donde dos poblaciones fundadoras - Paleoamericanos y Amerindios - ingresaron al subcontinente en diferentes momentos, con diferentes orígenes geográficos y cada una con una morfología bien diferenciada (Neves y Hube, 2005). Debido a la contemporaneidad relativa entre las muestras tempranas catalogadas aquí según este escenario como Paleoamericanos la muestra del Holoceno medio representaría la morfología tardía y por lo tanto se diferenciaría del resto. Para modelar esta hipótesis todos los grupos tempranos comparten una distancia de 0 y todo grupo temprano comparado con la muestra del Holoceno medio de Colombia comparte una distancia de 1. La H_3 indica que existe diversidad relativa entre los grupos tempranos de América producto del ingreso de una o más poblaciones fundadoras con bajos niveles de diversidad, donde las diferencias vistas se deben a un leve efecto de la geografía sobre la diversidad morfológica debido a que en 3000-4000 años de microevolución se pudieron generar especializaciones a nivel regional. Este escenario también resalta la importancia de la diferenciación ocurrida posterior al Holoceno medio (Delgado, 2012b). En el presente modelo la variación generada probablemente se relaciona con una alta dinámica poblacional, entendida no estrictamente en relación con fluctuaciones demográficas (*sensu* Chamberlain, 2006), sino con expansiones, dispersiones, contracciones y extinciones poblacionales. La distancia entre los grupos tempranos de Sur América posee un valor de 1 aunque dicha distancia se incrementa hasta 1.5 o 2 teniendo en cuenta los efectos del aislamiento por distancia. La distancia entre los grupos tempranos de Sur América respecto a los de Centro y Norteamérica posee un valor 2. La

distancia de cada grupo temprano con la muestra del Holoceno medio es 4 a excepción de la distancia entre las muestras del Holoceno temprano y medio del Norte de los Andes que debido a la posible relación ancestro-descendencia posee un valor diferenciador promedio de 1. La H4 describe un escenario donde el patrón dual de dispersión en Sur América, el cual puede ser extrapolado al continente entero, generó dos grupos bien diferenciados a ambos lados de la cordillera occidente - oriente. Para modelar esta hipótesis la muestra de Brasil por su ubicación geográfica es morfológicamente diferente del resto, así cualquier grupo comparado con la muestra de Brasil posee una distancia de 2 y la distancias entre los grupos del occidente es de 0 (Tarazona dos santos *et al.*, 2001; Fuselli *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2007; Pucciarelli *et al.*, 2006, 2008; Perez *et al.*, 2011). La H5 indica que previo a su entrada a Sur América la población fundadora experimentó un cuello de botella drástico en Centro América. En el subcontinente los niveles de diversidad son similares a ambos lados de la cordillera Andina. Esta hipótesis se modela aquí diferenciando a la muestra de México y Norte América del resto de Sur América dado que la pérdida de diversidad posiblemente produjo diferenciación morfológica en las poblaciones que ingresaron al subcontinente y no existe diferenciación entre grupos del oriente y del occidente. La distancia entre las muestras de Centro y Norteamérica es de 0 mientras que la distancia entre dichas muestras y las suramericanas es de 2. La distancia entre los grupos de Sur América es de 0 (Lewis *et al.*, 2007; Lewis y Long, 2008; Lewis, 2010). Aparte la H6 sugiere que una única población fundadora ingresó al subcontinente con altos niveles de diversidad, no obstante durante el Holoceno temprano/medio (ca. 7500 años ^{14}C AP) ingresaron grupos con morfologías derivadas que se dispersaron rápidamente donde el flujo génico recurrente con grupos de Siberia/Beringia habría promovido la expansión de dichas morfológicas por todo el continente. El patrón de dispersión norte-sur coincidiría con lo esperado bajo un modelo de aislamiento por distancia (APD) donde los grupos geográficamente cercanos poseen mayor similitud fenotípica que los distantes. Este escenario es modelado aquí diferenciando a los grupos pre-7000 AP de la muestra del Holoceno medio de Colombia que por su cronología tardía representaría hipotéticamente a los grupos con morfologías derivadas. En la matriz también se incluyó la diferenciación esperada bajo el modelo de APD. Así todos los grupos tempranos poseen una distancia de 2 con la muestra del Holoceno medio de Colombia y los primeros presentan una distancia de 1 entre sí debido a su alto índice de diversidad. La distancia entre grupos con diferente procedencia geográfica a nivel continental (i.e. Centro/Norte vs. Sur América) es de 1.5. Los resultados se presentan en las tablas 8.12 – 8.14 donde se muestran las correlaciones de Mantel tanto entre la matriz de distancias biológicas (Δ^2) y las diferentes hipótesis de poblamiento como entre cada hipótesis y las correlaciones parciales entre la matriz Δ^2 (Tabla, 8.14) y una hipótesis específica controlando los efectos de las otras hipótesis y la matriz de distancias geográficas. De acuerdo con los resultados presentados la tabla 8.12 la única hipótesis de poblamiento/microevolución que presentó un valor de correlación

significativo (corrección por Bonferroni 0,025) con la matriz Δ^2 fue la H3. Esto sugiere que la hipótesis más parsimoniosa para el poblamiento del subcontinente implica el ingreso de una población fundadora durante el Pleistoceno tardío (ca.13,000-10,000 años ^{14}C AP) con baja/media diversidad biológica, comienzo de estructuración de dicha diversidad a nivel geográfico hacia los 7000 años ^{14}C AP y una marcada diferenciación con grupos del Holoceno medio y posteriores. La falta de asociación entre la matriz de distancias biológicas y geográficas confirma el análisis de autocorrelación espacial y los mapas de interpolación donde se detectó relativamente poca estructuración espacial de la diversidad. La asociación entre las hipótesis de poblamiento/microevolución se presenta en la tabla 8.13 donde se muestra que al menos dos H1 y H3 se correlacionan significativamente lo que no es sorprendente dado que ambas sugiere una única población fundadora con niveles bajos de diversidad. Aún así cuando se controlaron los efectos de los otros modelos y de la geografía solo la hipótesis H3 (Tabla 8.14) presentó valores estadísticamente significativos lo cual sugiere dos cosas por un lado que hay un efecto subyacente de la geografía sobre la diversidad morfológica craneofacial, y por el otro que en el periodo de ca. 11,000 - 4000 años ^{14}C AP hubo cambios muy importantes a nivel morfológico en América. En este contexto los análisis de correlación de matrices llevados a cabo muestran que es necesario formular hipótesis de *poblamiento* acotadas en un sentido cronológico que permitan evaluar los patrones de diversidad biológica durante la transición Pleistoceno/Holoceno. Aparte deben evaluarse escenarios de *microevolución* en diferentes bloques temporales (Holoceno temprano, medio y tardío).

Tabla 8.11. Matrices diseñadas bajo los supuestos de 6 hipótesis de poblamiento/microevolución de Sur América

<u>GEO</u>	NA HT	Brasil	MEX	CS	NAM	NA HM
NA HT	0					
Brasil	4271	0				
MEX	3263	7516	0			
CS	5456	3570	8541	0		
NAM	6440	10657	3149	11715	0	
NA HM	50	4221	3313	5406	6490	0
<u>H1</u>	NA HT	Brasil	MEX	CS	NAM	NA HM
NA HT	0					
Brasil	0	0				
MEX	0.5	0.5	0			
CS	0	0	0	0		
NAM	0.5	0.5	0	0.5	0	
NA HM	0	0	0.5	0	0.5	0
<u>H2</u>	NA HT	Brasil	MEX	CS	NAM	NA HM
NA HT	0					
Brasil	0	0				
MEX	0	0	0			
CS	0	0	0	0		
NAM	0	0	0	0	0	
NA HM	1	1	1	1	1	0
<u>H3</u>	NA HT	Brasil	MEX	CS	NAM	NA HM
NA HT	0					
Brasil	1	0				
MEX	1	1	0			
CS	1.5	1	2	0		
NAM	2	2	1	2	0	
NA HM	1	3	3	3	3	0
<u>H4</u>	NA HT	Brasil	MEX	CS	NAM	NA HM
NA HT	0					
Brasil	2	0				
MEX	0	2	0			
CS	0	2	0	0		
NAM	0	2	0	0	0	
NA HM	0	2	0	0	0	0
<u>H5</u>	NA HT	Brasil	MEX	CS	NAM	NA HM
NA HT	0					
Brasil	0	0				
MEX	2	2	0			
CS	0	0	2	0		
NAM	2	2	0	2	0	
NA HM	0	0	2	0	2	0
<u>H6</u>	NA HT	Brasil	MEX	CS	NAM	NA HM
NA HT	0					
Brasil	1	0				
MEX	1.5	1.5	0			
CS	1	1	1.5	0		
NAM	1.5	1.5	1	1.5	0	
NA HM	2	2	2	2	2	0

Tabla 8.12. Correlaciones de mantel entre la matriz de distancias biológicas (Δ^2) calculada entre 6 grupos y seis matrices diseñadas que representan varias hipótesis de poblamiento y de microevolución para Sur América

Distancia	Hipótesis		r	P ¹
Δ^2	Aislamiento por distancia	H0	0.177	0.571
Δ^2	Alta similitud fenotípica y una población fundadora	H1	0.333	0.186
Δ^2	Dos componentes biológicos	H2	0.480	0.172
Δ^2	Una población fundadora, niveles bajos/medios de diversidad, comienzo de estructuración geográfica y diferenciación post-Holoceno medio	H3	0.697	0.025
Δ^2	Una población fundadora y diferenciación este-oeste	H4	-0.198	0.995
Δ^2	Una población fundadora y cuello de botella en Centro América	H5	0.156	0.600
Δ^2	Flujo génico recurrente	H6	0.442	0.229

¹Lo valores p se obtuvieron empleando 10000 permutaciones y una prueba de dos colas. Los resultados significativos se muestran en negrita y cursiva después de la corrección Bonferroni $\alpha=0.025$

Tabla 8.13. Correlaciones de mantel entre diferentes hipótesis de poblamiento expresadas como matrices de distancia. Por debajo de la diagonal valores r y por encima valores p¹.

	H1	H2	H3	H4	H5	H6
H1	0	0.495	0.018	0.536	0.060	0.211
H2	-0.094	0	0.164	0.143	0.364	0.011
H3	0.641	0.217	0	0.658	0.469	0.632
H4	-0.095	-0.200	-0.264	0	0.317	0.159
H5	0.875	-0.188	0.156	-0.188	0	0.516
H6	0.265	0.855	0.122	-0.244	0.253	0

¹Lo valores p se obtuvieron empleando 10000 permutaciones y una prueba de dos colas. Los resultados significativos se muestran en negrita y cursiva después de la corrección Bonferroni $\alpha=0.025$

Tabla 8.14. Resultados de la prueba Smouse-Long-Sokal para correlaciones parciales controlando los efectos de hipótesis competentes y una matriz de distancias geográficas

Distancia	Modelo	Constante	r	P
<i>Distancias morfológicas vs. 6 modelos controlando otros modelos</i>				
Δ^2	H1	H2	0.434	0.062
Δ^2	H1	H3	0.654	0.018
Δ^2	H1	H4	0.322	0.270
Δ^2	H1	H5	0.412	0.096
Δ^2	H1	H6	0.250	0.502
Δ^2	H2	H3	0.060	0.889
Δ^2	H2	H4	0.459	0.277
Δ^2	H2	H5	0.525	0.215
Δ^2	H2	H6	0.220	0.534
Δ^2	H3	H4	0.522	0.042
Δ^2	H3	H5	0.510	0.034
Δ^2	H3	H6	0.260	0.474
Δ^2	H4	H5	-0.174	0.883
Δ^2	H4	H6	-0.104	0.926
Δ^2	H5	H6	0.050	0.907
<i>Distancias morfológicas vs. 6 modelos controlando por geografía</i>				
Δ^2	H1	GEO	0.288	0.424
Δ^2	H2	GEO	0.615	0.066
Δ^2	H3	GEO	0.685	0.017
Δ^2	H4	GEO	-0.222	0.779
Δ^2	H5	GEO	0.064	0.888
Δ^2	H6	GEO	0.464	0.219

¹Lo valores p se obtuvieron empleando 10000 permutaciones y una prueba de dos colas. Los resultados significativos se muestran en negrita y cursiva después de la corrección $\alpha=0.017$

Finalmente, con el objetivo evaluar en forma relativa la cantidad de diversidad entre los grupos tempranos se analizó descriptivamente la varianza fenotípica. Se evaluaron estadísticamente las diferencias de las varianzas mediante una prueba de *t-student* y a nivel gráfico a traves de *box plots* sobre las medias. En la tabla 8.15 se presentan las estadísticas descriptivas para la varianza de cada muestra. Estos datos indican que la muestra con menor varianza promedio es la de Brasil a pesar de ser la de mayor tamaño, las muestras del Norte de los Andes y el Cono Sur son las que mayor varianza presentaron. Esto también muestra que las muestras de Sur América poseen mayor varianza fenotípica que las de Centro y Norte América. Esto se ve mejor reflejado en la tabla 8.16 y la figura 8.11. En la primera se muestran los resultados de la prueba t y los valores de significación donde la muestra de Brasil posee un valor promedio de la varianza significativamente diferente de las otras muestras Suramericanas. El gráfico de cajas también muestra la poca varianza promedio de Brasil y su poca dispersión. Las muestras de Norteamérica y del Cono Sur presentan alta dispersión y la última el valor medio más alto mientras que el resto de muestras poseen valores similares un poco mayores en el Norte de los Andes. Este análisis descriptivo ejemplifica a *grosso modo* la poca varianza morfológica de la muestra de Brasil, la mayor varianza de los grupos Sur Americanos tempranos en relación con los grupos de Norteamérica y México los cuales presentaron valores similares y en general pocas diferencias marcadas. Cuando se toman en cuenta solo las medianas se observa un patrón similar aunque la muestra del Holoceno medio del Norte de los Andes posee el valor más alto lo cual es coincidente con el nivel de diferenciación visto en los otros análisis, aun así los desvíos estándar son mayores en el Cono Sur y Norteamérica. En términos muy generales este análisis descriptivo muestra un patrón coincidente con la dispersión de una población fundadora relativamente homogénea poco variable en Norte y Centroamérica y con mayor varianza en Sudamérica y más específicamente en el cono sur. El patrón mostrado es coherente en términos microevolutivos si tenemos en cuenta que los grupos menos diferenciados serían los más tempranos al ingresar al continente y las más divergentes serían los que arribaron al sur de Sudamérica donde se habrían generado diferencias importantes a medida que se desplazaban a lo largo del subcontinente.

Tabla 8.15. Estadísticas descriptivas de la varianza por muestras en el rango 4000-11,000 años ¹⁴C AP.

Muestra	Media	Mediana	Mínimo	Máximo	d.e
Brasil	0.003319	0.003427	0.000508	0.006001	0.001791
MEX	0.004406	0.003245	0.000062	0.012220	0.003438
NAM	0.004394	0.002487	0.000427	0.030444	0.007102
CS	0.005739	0.003540	0.000242	0.016572	0.005182
NAHT	0.005445	0.004620	0.000629	0.012760	0.003672
NAHM	0.005042	0.005032	0.000642	0.009680	0.002734

Tabla 8.16. Prueba de t entre la varianza de muestras americanas el rango 4000-11,000 años ^{14}C AP. Por debajo de la diagonal los valores t y por encima los valores de p (32 g.l.).

Muestra	Brasil	MEX	NAM	CS	NAHT	NAHM
Brasil	0	0.256	0.549	0.058	0.039	0.037
MEX	-1.156	0	0.995	0.383	0.400	0.554
NAM	-0.605	0.006	0	0.532	0.591	0.727
CS	-1.819	-0.883	-0.630	0	0.849	0.627
NAHT	-2.14	-0.851	-0.541	0.190	0	0.718
NAHM	-2.17	-0.596	-0.350	0.490	0.363	0

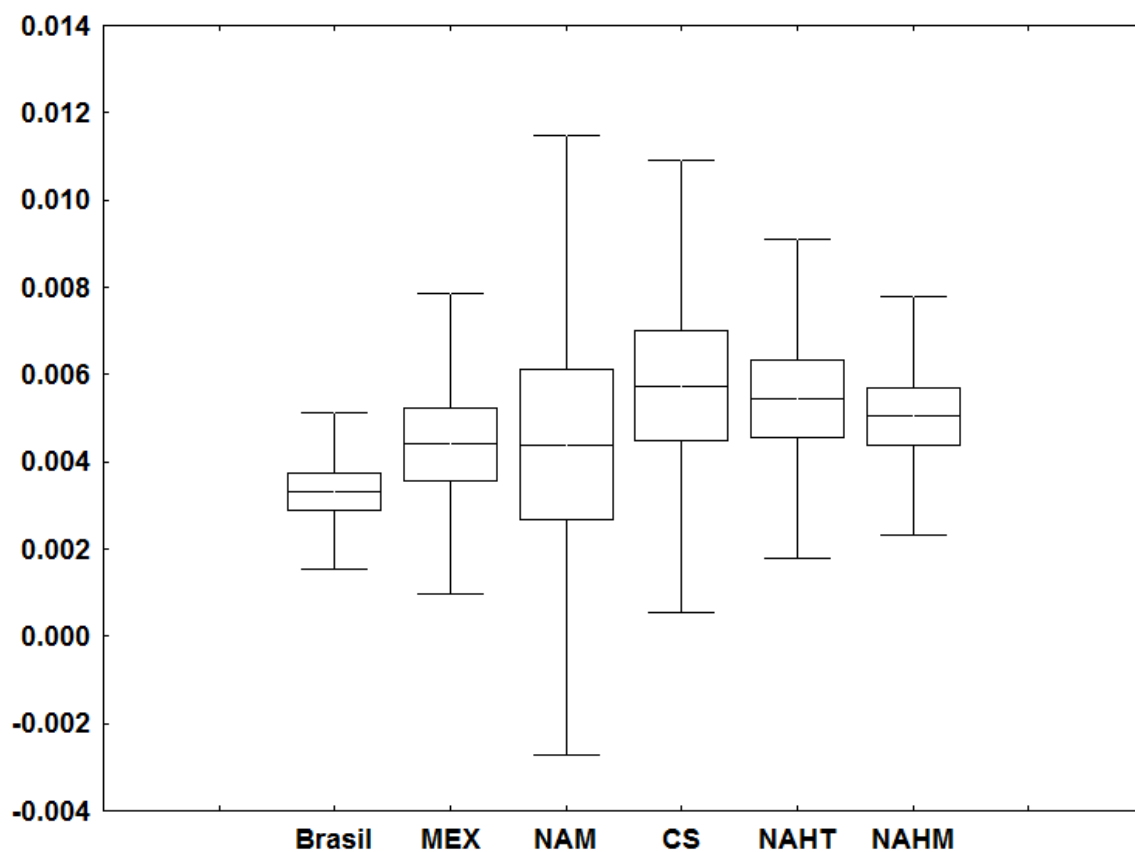


Figura 8.11. Gráfico de cajas entre las medias de cada varianza muestral entre los grupos en el rango 4000-11,000 años ^{14}C AP.

IX. MORFOLOGÍA CRANEOFACIAL: ANÁLISIS MORFOGEOMÉTRICOS

IX.1. Introducción

Durante las pasadas cuatro décadas el estudio de la diversidad morfológica expresada como tamaño y forma ha tenido un avance impresionante tanto a nivel teórico como metodológico. A nivel teórico desde fines de los 1970s se sentaron las bases conceptuales y matemáticas para el cambio de la morfometría tradicional tanto uni como multivariada a lo que hoy se denomina morfometría geométrica (Richtsmeier *et al.*, 2002; Slice, 2005). Este cambio ha estado acompañado por un desarrollo importante en la captura de datos (diferentes dispositivos para 2 y 3 dimensiones) así como en su procesamiento estadístico (disponibilidad de una amplia gama de pruebas estadísticas) y representación gráfica (múltiples formas de representación en 2 y 3 dimensiones). Así la morfometría geométrica (morfogeometría) definida como la fusión entre biología y geometría representa un conjunto de técnicas y métodos para la adquisición, procesamiento, análisis y visualización de variables de forma que retienen toda la información geométrica contenida en los datos y que resulta de gran utilidad para estudiar el cambio en el tamaño y la forma y su covariación con otras variables en espacios bi y tridimensionales (Kendall, 1977, 1994; Bookstein, 1991; Goodall, 1991; Dryden y Mardia; 1998; Lele y Richtsmeier, 2001; Zelditch *et al.*, 2012). Existen diferentes definiciones de la forma y tamaño al interior de la morfogeometría que resulta operativo clarificar (Figura, 9.1) así forma (*i.e.*, *form*) se usa para referirse a datos que contienen tamaño y forma; forma (*i.e.*, *shape*) se define como las propiedades geométricas de un objeto que son invariantes a la traslación, rotación y escala, mientras que la medida de tamaño más empleada en morfogeometría es el tamaño centroide (*centroid size* o *cs*) o la raíz cuadrada de la suma de las varianzas de los *landmarks* alrededor del centroide en dirección x e y que en ausencia de alometría no se correlaciona con ninguna variable de forma (Bookstein, 1991; Slice., 2005). De acuerdo con la definición de forma (*i.e.*, *shape*) lo que se emplea en los análisis es la información geométrica resultante de una configuración de *landmarks* una vez que se substrajeron los factores comunes de escala, traslación y rotación. Así cuando los individuos analizados son alineados y escalados toda diferencia geométrica entre dichas configuraciones se deberá exclusivamente a la forma (*shape*).

La morfogeometría se basa en coordenadas cartesianas sobre un objeto (x, y, z 3D) o sobre un plano (x, y 2D), las cuales son distancias (con signos) a partir de puntos específicos de una serie de ejes mutuamente perpendiculares (Slice, 2005). Cuando dichos puntos son estructuras anatómicas en un sentido biológico se denominan coordenadas de *landmarks* o puntos anatómicos y usualmente se corresponden con los *landmarks* empleados en morfometría clásica. Las coordenadas de *landmarks* se representan en forma matricial ($k \times p$) con n columnas ($k=2$ o $k=3$) y n filas (numero de p *landmarks*) las cuales en su forma “cruda” debe ser transformadas o

estandarizadas por rotación, traslación, tamaño y eventualmente traslación (Richtsmeier *et al.*, 2002). Existen diversas clasificaciones de los tipos de *landmarks* y suelen variar de acuerdo al autor (y al enfoque usado puramente matemático o estadístico) no obstante su propiedad fundamental es que deben ser homólogos¹ desde un punto de vista anatómico, anatómico/geométrico o puramente geométrico (Bookstein, 1991). Sobre la base de su correspondencia (homología) algunos autores han clasificado a los *landmarks* en diferentes categorías entre las más conocidas: anatómicos, matemáticos y pseudo-*landmarks* (Dryden y Mardia, 1999); tradicionales, *fuzzy* y contruidos (Lele y Richtsmeier, 2001) y tipo I, II y III o *semilandmarks* (Bookstein, 1991). Estas clasificaciones no son totalmente coincidentes aunque por conveniencia se asume que lo son, así la primera categoría hace referencia a puntos anatómicos con homología biológica completa, la segunda categoría obedece a puntos cuya homología es geométrica más que anatómica y finalmente la tercera y última categoría implica a puntos convenientemente contruidos para poder caracterizar óptimamente la forma entre un par de puntos anatómicos o geométricos (Zelditch *et al.*, 2012).

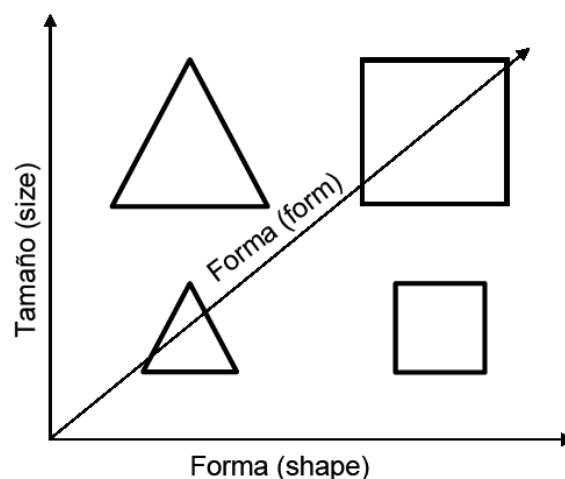


Figura 9.1 Cambios en la forma (*form*) como resultado de los cambios en tamaño y forma (*shape*). Tomado de Richtsmeier *et al* (2002:67).

Las coordenadas crudas requieren un tratamiento previo a los análisis, no obstante los métodos morfogeométricos no simplemente descartan la información no deseada sino que la “aíslan” en una serie de variables no-relacionadas con la forma para su posterior uso (Bookstein, 1991). Así, diferentes tipos de métodos o estrategias se han desarrollado al interior de la morfogeometría para dar cuenta de los cambios en tamaño y forma sobre una base estadística multivariada entre los cuales tenemos métodos de superposición, métodos de deformación, métodos libres de coordenadas o que emplean distancias euclidianas y métodos basados en análisis de contornos. Por simplicidad aquí solo se presentan algunos conceptos e ideas básicas

¹ Es decir debe existir correspondencia biológica entre ellos.

del análisis morfogeométrico pero vale la pena resaltar que su base estadística y matemática es más compleja por lo que el lector interesado debe remitirse a textos puntuales como Bookstein (1991), Dryden y Mardia (1998); Lele y Richtsmeier (2001); Zelditch *et al* (2012), Slice (2005) y para lectores avanzados en programación Claude (2008), Adams *et al* (2014) y Schlager (2014). El primer método implica lo que en la jerga especializada se denomina superposición el cual emplea la menor medida de distancia de todas las configuraciones de *landmarks* a un sistema de referencia común y las escala a un tamaño común (Slice, 2005). Dentro de esta categoría conviven diferentes técnicas entre ellas análisis generalizado de Procrustes (AGP por cuadrados mínimos y medianas repetidas), *resistant-fit* generalizado, *edge matching* de Bookstein entre otros cuyo factor común es que fijan la forma de referencia en una orientación dada, trasladan y rotan la forma objetivo (*target*) de manera que el ajuste con la forma de referencia sea óptimo con lo cual la magnitud y dirección de la diferencia de la forma en cada *landmark* puede ser conocida. Varios autores mencionan algunos problemas con esta metodología básicamente su sensibilidad a valores extremos (*outliers*) (Bookstein, 1991; Dryden y Mardia, 1998). Aparte se encuentran los métodos de deformación en los cuales se modifica el área o volumen de la forma de referencia hasta buscar su correspondencia con la forma objetivo, así la diferencia entre objetos puede ser descripta en términos de diferencias en las deformaciones de las grillas que representan a los objetos (Bookstein, 1991). La técnica más popular de los métodos de deformación es la denominada *Thin-plate spline* (TPS, delgada lamina deformada) propuesta por Bookstein (1989) basada en la analogía de la cantidad de energía necesaria para doblar un lamina delgada de metal. Esta técnica resuelve por un lado el problema de integrar la información acerca de las posiciones relativas de todos los *landmarks* y por el otro el problema de expresar las diferencias de forma entre dos especímenes como el cambio del espacio cartesiano de un espécimen cuando se superpone con otro (Slice, 2005). Así la técnica TPS utiliza funciones de interpolación para describir la ubicación relativa de los puntos en la configuración inicial (referencia) con respecto al objetivo donde dichas funciones minimizan la cantidad de cambio necesario para deformar la grilla. Algunos autores sugieren que las técnicas de superposición como el AGP son poco convenientes debido a que emplean un paso de superposición distinto e innecesario lo cual implica una estructura de covarianza de coordenadas inestimable (Lele y Richtsmeier, 2001). Para evitar esto, varios enfoques libres de coordenadas han sido propuestos como análisis de relaciones proporcionales de distancias entre *landmarks* para describir los cambios en forma entre ellas matriz de distancia euclidiana (EDMA) y tipo truss (Lele y Richtsmeier, 2001; Bookstein *et al.*, 1985) que utilizan variables que son invariantes a la orientación y ubicación dentro de un sistema de coordenadas específico y el tamaño puede ser aislado independientemente. Estos métodos poseen ventajas y desventajas respecto a los de superposición y deformación entre ellas que las diferencias significativas entre un par de formas se expresan como líneas de distancias entre *landmarks* las cuales son difíciles

de interpretar en términos de cambio en la forma y la principal ventaja es que no requiere de una orientación espacial precisa de cada espécimen y por lo tanto es invariante en relación a la rotación y traslación (Dryden y Mardia, 1998). Finalmente una cuarta técnica permite extraer información sobre forma a partir de la curvatura de un contorno o la textura de una superficie empleando coordenadas de la secuencia de puntos que la definen. Así se han desarrollado algunos métodos para ajustar una función matemática a la secuencia de puntos y posteriormente utilizar los parámetros de la función de ajuste como variables descriptivas en análisis multivariados (Slice, 2005). Un método de particular importancia en morfogeometría es el análisis elíptico de Fourier para contornos cerrados en dos dimensiones (Baylac y Frieß, 2005). Una vez obtenidos los datos a partir de las técnicas mencionadas los mismos pueden analizarse empleando una amplia cantidad de métodos estadísticos multivariados comunes.

En la actualidad el uso de los métodos morfogeométricos se ha estandarizado en antropología biológica a tal punto que los estudios basados en medidas lineales clásicas son relativamente poco frecuentes. No obstante después del *boom* de dichos métodos es posible sugerir que un importante sesgo es la imposibilidad de hacer análisis comparativos empleando grandes volúmenes de datos provenientes de diferentes fuentes, básicamente debido a que cada investigador define los criterios con los cuales llevar a cabo su estudio por lo cual es muy difícil emplear los datos procedentes de diferentes estudios. Este no es el caso de los estudios basados en variables tradicionales para los cuales hay una amplia disponibilidad de datos comparativos y en el caso del poblamiento inicial de América los datos craneométricos son por mucho la fuente de datos más extensa y por lo tanto más confiable para obtener una idea de la diversidad morfológica durante el Pleistoceno final y el Holoceno temprano. En el presente capítulo se presenta un análisis morfogeométrico de la variación en tamaño y forma craneofacial en el Norte de los Andes a nivel diacrónico que complementa los análisis craneométricos previamente descritos. Lejos de ser redundantes los análisis morfogeométricos permiten obtener una mejor resolución de la diferenciación morfológica debido a que permiten una efectiva descomposición de la diversidad en tamaño y forma y al mismo tiempo permite una mejor y exacta visualización de los cambios.

IX.2. Materiales y Métodos

Para las variables morfogeométricas a nivel regional se empleó un número de individuos mucho menor al analizado previamente en los análisis craneométricos y dependió básicamente del estado de conservación (homología), de la ausencia de deformación y del módulo investigado tanto craneal total, facial como neurocráneo. Los datos analizados en el presente capítulo hacen referencia a coordenadas de *landmarks* en dos dimensiones (2D) digitalizados a partir de fotografías de cráneos pertenecientes a individuos adultos de ambos sexos incluidos en las

muestras analizadas en el capítulo VII. Así para la configuración de *landmarks* facial se emplearon 85 individuos pertenecientes a cinco diferentes grupos cronológicos 1) Holoceno temprano/medio (HTM *ca.* 10,100-6000 años ^{14}C AP) N=14; 2) Holoceno medio (HM *ca.* 5000-3800 años ^{14}C AP) N= 28; 3) Holoceno tardío inicial (HTI *ca.* 3500-2500 años ^{14}C AP); N=10 y Holoceno tardío final (*ca.* 2400-350 años ^{14}C AP) tanto de la Sabana de Bogotá 4) HTFS N=18 como del resto de la región de estudio 5) HTFR N=15. Para las configuraciones de *landmarks* neurocráneo y craneal total se investigaron 81 individuos pertenecientes a los mismos grupos cronológicos mencionados pero con diferente tamaño muestral HTM=15; HM=26; HTI=10; HTFS=18 y HTFR=12 y diferente número de *landmarks* (Tablas 4.1 y 4.2). Es necesario mencionar que el principal limitante para la inclusión de individuos tardíos en el presente análisis fue la presencia de deformación craneal artificial aún así la mayoría no presentaron deformación. Los cráneos fueron fotografiados con una cámara digital Samsung® S1070 (4 mega pixeles de definición) de acuerdo con las técnicas de estandarización sugeridas por Zelditch *et al* (2012) y siguiendo dos normas anatómicas, frontal y lateral. Previo a la toma de fotografías cada cráneo fue posicionado en el plano de Frankfurt. El punto nasion (norma frontal) y al punto pterion (norma lateral) fueron usados como referencia para la captura de las imágenes y la distancia del objetivo de la cámara al punto nasion fue de 400 milímetros y en norma lateral la distancia al punto pterion fue de 430 milímetros. En cada imagen se incluyó una escala de 5 cm así como un rótulo con el número de catálogo y/o de identificación, el sexo estimado del individuo y su filiación poblacional (muestra).

Tabla 9.1. Muestras empleadas en los análisis morfogeométricos craneofaciales por grupo, economía, cronología y número de individuos.

Nombre del grupo	Muestra	Economía	Cronología en ^{14}C años AP	Número de individuos por configuración ¹	
				Facial	Craneal total
Holoceno temprano/ medio (HTM)	Checua, Tequendama, Guavio, Sueva, Galindo, Potreroalto	Cazador/ Recolector CR	<i>ca.</i> 10,100-6000	14	15
Holoceno medio (HM)	Aguazuque, Chía III	Cazador/ Recolector CR	<i>ca.</i> 5000-3800	28	26
Holoceno tardío inicial (HTI)	Aguazuque, Checua, Madrid, Mosquera, Tequendama,	Cazador/ Recolector- Agricultor incipiente	<i>ca.</i> 3500-2500	10	10

	Zipacón	CR-AI			
Holoceno tardío final Sabana	Portalegre, Soacha, Bogotá	Agricultor Especializado	ca. 2400-350	18	18
(HTFS)		AE			
Holoceno tardío final resto de Colombia	Caribe, Guane, Chitarrero, Panche, Lache, Valle del Cauca	Agricultor Especializado	ca. 2400-350	15	12
(HTFR)		AE			
Total				85	81

[†] Debido a que el modulo neurocráneo se derivó de la configuración craneal total presentó la misma cantidad de individuos.

IX.2.1 variables de forma

En la tabla 9.2 se indican los *landmarks* digitalizados para cada configuración facial (frontal), neurocráneo y craneal total. Los *landmarks* y *semilandmarks* fueron digitalizados y procesados utilizando los programas TPSDig2 y TPSUtil (Rohlf 2010ab). Para la configuración facial frontal se digitalizaron 12 *landmarks* y 23 *semilandmarks* (Figura 9.1 A); para la configuración neurocráneo se digitalizaron 6 *landmarks* y 13 *semilandmarks* (Figura 9.1 B) mientras que para la configuración craneal total se digitalizaron 14 *landmarks* y 13 *semilandmarks* (Figura 9.1 B). Los *semilandmarks* se ubicaron a lo largo del contorno del esqueleto facial y de la bóveda craneana y fueron deslizados empleando el programa TPSRelW (Rohlf 2010c). Debido a que el programa empleado para los análisis (MorphoJ Klingenberg, 2011) no permite hacer la relajación de los *semilandmarks* fue necesario hacer el ajuste de Procrustes en el programa TPSRelW. Dicho programa ofrece una forma de suavizar los *semilandmarks* a lo largo de las tangentes al contorno para minimizar la energía de torcimiento (*bending energy*) hasta encajar con una configuración de referencia (de Azevedo *et al.*, 2011). Las configuraciones originales de cada *landmark* fueron superpuestas usando un análisis generalizado de Procrustes (AGP) con el fin aislar los efectos de la rotación, la traslación y la escala (Zelditch *et al.*, 2012). Después de la superposición la forma queda condensada en los especímenes alineados y el tamaño se expresa como el tamaño centroide, el cual fue calculado como la raíz cuadrada de las distancias sumadas entre cada coordenada de cada *landmark* al centroide (media de la configuración de los *landmarks* x, y, z) (Slice, 2005; Zelditch *et al.*, 2012; González-José *et al.*, 2008). Después de este procedimiento la diferencia entre cada *landmark* se debe exclusivamente a cambios en forma. A partir de la configuración superpuesta se obtuvo una forma promedio de individuos (la forma consenso), la cual fue usada como referencia. La forma de cada individuo fue definida a través de los residuos Procrustes, los cuales son las desviaciones de los *landmarks* en relación a la forma consenso (González-José *et al.*, 2008; Zelditch *et al.*, 2012).

Tabla 9.2. Definición de los *landmarks* digitalizados y su correspondencia con las configuraciones analizadas

<i>Landmark</i>	Definición	N=12 Facial frontal	N=6 Neurocráneo	N=14 Craneal total
Prosthion	El punto más anterior sobre la línea media del proceso alveolar maxilar	*		*
Nasoespinal	El punto más inferior de la apertura nasal hacia la línea media	*		*
Alar	El punto más lateral de la apertura nasal en un plano transversal	*		
Nasion	Punto ubicado en la intersección entre la sutura nasofrontal y el plano sagital medio	*	*	*
Glabella	El punto más anterior sobre la línea media donde las suturas sagital coronal se interceptan		*	*
Nasofrontal	Punto en la intersección entre la sutura frontonasal y el margen lateral superior del nasal	*		
Cigoorbital	Punto de contacto entre el margen orbital interseca y la sutura cigomaticomaxilar	*		
Ectoconquion	La intersección del punto más anterior del borde lateral de la órbita y una línea que divide la órbita a lo largo de su eje mayor	*		
Frontotemporal	El punto donde la línea alcanza su posición más anteromedial sobre el frontal	*		
Frontomalar	Punto más posterior de la sutura frontomalar	*		
Zigion	Punto más lateral del arco zigomático	*		
Zigomaxilar anterior	La intersección entre la sutura zygomaxilar y el límite de la inserción del músculo masetero, en la superficie facial	*	*	*
Ectomolar	El punto más lateral de la superficie externa de los bordes alveolares del maxilar	*		
Bregma	El borde posterior en el hueso frontal en la línea media		*	*
Inion	Punto sagital, más infero-posterior del cráneo en el plano de Frankfurt, usualmente sobre la protuberancia occipital externa		*	*
Occipito-temporal	Punto de contacto entre sutura occipital y el temporal (mastoides)		*	*
Porion	Punto ubicado en el margen superior del canal auditivo			*

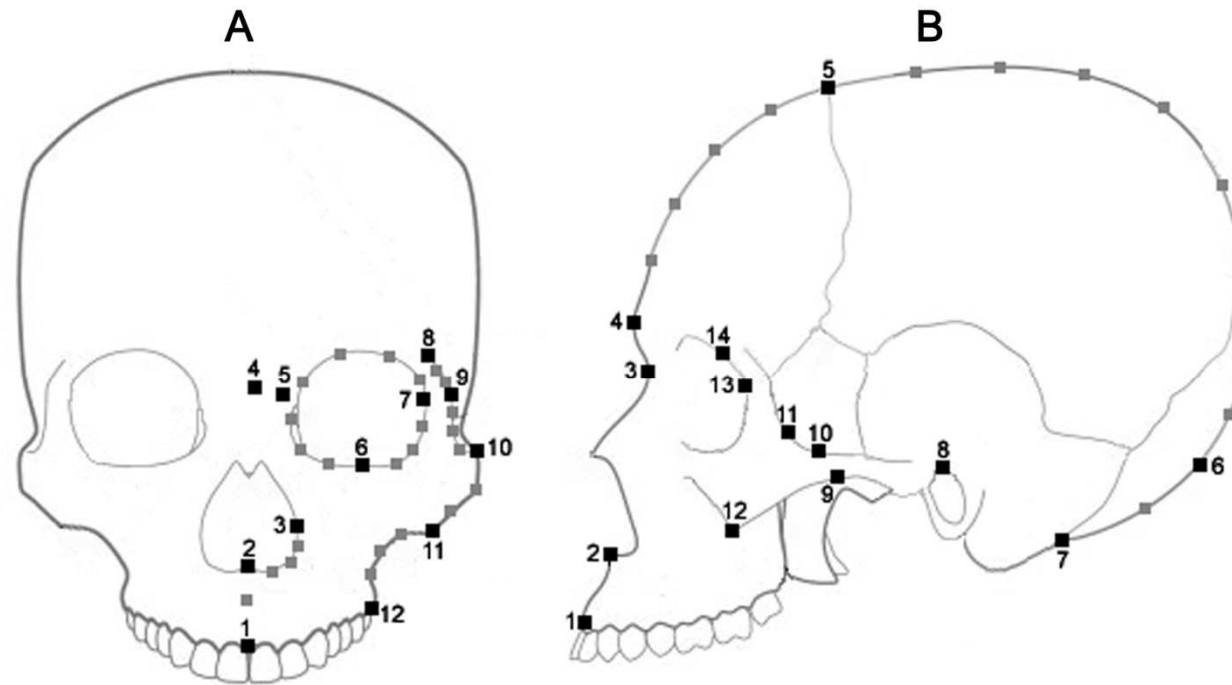


Figura 9.1. *Landmarks* y *semilandmarks* empleados en los análisis según las configuraciones facial (frontal, lateral), neurocráneo y craneal total. La descripción de los *landmarks* se presenta en la tabla 9.2. Configuraciones de *landmarks* (en negro) y *semilandmarks* (en gris) estudiados en norma frontal facial (A) y lateral (B). *Landmarks* en norma frontal 1 prosthion; 2 nasospinal; 3 alar; 4 nasion; 5 nasofrontal; 6 cigoorbital; 7 ectoconchion; 8 frontotemporal; 9 frontomalar temporal; 10 zigion; 11 zigomaxilar anterior; 12 ectomolar. *Landmarks* en norma lateral 1 prosthion; 2 nasoespinal; 3 nasion; 4 glabella; 5 bregma; 6 inion, 7 contacto entre sutura occipital y el temporal (mastoides); 8 porion; 9 contacto inferior de la sutura zigomática transversal; 10 contacto superior de la sutura zigomática transversal; 11 jugal; 12 zigomaxilar anterior; 13 orbital posterior, 14 frontomalar anterior

IX.2.2 Métodos estadísticos morfogeométricos

Diferentes tipos de métodos estadísticos fueron usados para evaluar la diversidad craneofacial a nivel espacial y temporal en el Norte de los Andes desde variables morfogeométricas. Como se mencionó previamente este análisis pretender refinar el estudio craneométrico a nivel regional empleando básicamente análisis exploratorios y descriptivos de la diversidad craneofacial en tamaño y forma en relación con diferentes factores entre ellos sexo, cronología y economía. Adicionalmente especial atención se puso en la probable detección de los factores evolutivos responsables de la divergencia morfológica ocurrida en la región a lo largo del Holoceno. Para ello se emplearon métodos genético poblacionales, no obstante como se mencionó en el capítulo VII debido a que dichos métodos se basan en varios supuestos difíciles de cumplir sobre todo en muestras tempranas dichos resultados deben ser vistos con mucha precaución. Asimismo, es importante mencionar que los datos morfogeométricos poseen propiedades importantes para ser analizados empleando esta última clase de técnicas ya que permiten evaluar en un sentido estadístico de manera independiente el tamaño y la forma así como realizar una corrección efectiva del efecto alométrico sobre las variables de forma. En definitiva lo que se busca es sugerir tendencias sobre el probable proceso evolutivo ocurrido en el Norte de los Andes durante el Holoceno y si el mismo se relaciona con la acción de factores estocásticos o si otras fuerzas evolutivas como diferentes tipos de selección o la plasticidad fenotípica intervinieron en la configuración de los patrones de diversidad craneofacial vistos. Así en el presente capítulo los métodos se dividen en análisis exploratorios y de genética cuantitativa.

IX.2.2.2. Depuración, análisis descriptivos y exploratorios

Previo a los análisis se llevó a cabo la detección de valores atípicos empleando el módulo *find outliers* del programa MorphoJ el cual muestra dos gráficas que permiten evaluar la presencia de valores atípicos en la configuración total y por individuo y *landmark* (Figura, 9.2). La primera muestra la distribución acumulada de las distancias (Procrustes cuadrada o Mahalanobis cuadrada) de cada individuo en la muestra total así como la curva esperada para una distribución normal multivariada que debería presentar el conjunto de datos y las distancias originales en el mismo y la segunda presenta una gráfica (la forma promedio) que permite visualizar la desviación de cada individuo (y sus *landmarks*) del promedio. Esto también permite evaluar relativamente el nivel del error intraobservador ya que un observador experimentado digitalizará los *landmarks* y *semilandmarks* con menor error. Por lo tanto la menor cantidad de *outliers* reflejará de alguna forma la eficiencia en el proceso de digitalización. Algunos cráneos presentaron partes incompletas o ausentes lo cual generó matrices de datos incompletas. En esos casos se realizó la imputación de *landmarks* mediante el uso de la herramienta *estimate.missing* del programa Geomorph (Adams *et al.* 2014) o bien reflejando *landmarks* o configuraciones de

puntos empleando el programa Morpheus (Slice, 2014, comunicación personal). Posterior al AGP (Figura, 9.3) se llevaron a cabo varios estudios exploratorios los cuales consistieron en análisis de componentes principales, análisis de variables canónicas, funciones discriminantes y análisis de la varianza (ANOVA) empleando dos factores cronología y economía (ver Tabla 9.1). Inicialmente se exploró el papel del dimorfismo sexual y del tamaño (tamaño centroide) en las tres configuraciones investigadas empleando un ANOVA Procrustes. También se investigó a nivel univariado las diferencias en tamaño (logaritmo del tamaño centroide) tomando en cuenta los dos factores (cronología y economía) mediante pruebas de medias (*t*) y varianzas (*F*) así como gráficos de cajas. Los análisis exploratorios se hicieron corrigiendo la alometría mediante un análisis de regresión multivariada regresando las coordenadas Procrustes (*form*) sobre el tamaño centroide, las nuevas variables corregidas (residuos o *shape*) fueron empleadas en los análisis. Los cambios en forma se visualizaron a través de diagramas *wireframe* y mapas de calor (*heat maps*) mientras que las afinidades se muestran como gráficos de dispersión, de coordenadas principales y de agrupación (*neighbor-joining*). La representación de los cambios en forma empleando dos tipos distintos de diagramas permite evaluar si las diferencias vistas se deben a artefactos de los algoritmos usados para crearlos. Además ambas formas de representación se complementan para dar cuenta de cambios a nivel específico. Aún así no se usaron simultáneamente sino que se intercalaron dependiendo de la variable de agrupamiento. En los extremos positivos y negativos de cada gráfico de dispersión se muestran *wireframes* y mapas de calor representando la variación craneofacial entre las muestras investigadas. En el caso de los *wireframes* los *landmarks* en gris representan la configuración del espécimen promedio (forma consenso) y los *landmarks* en negro representan un extremo aproximado de la variación de acuerdo con cada CP/VC y con el factor de escala positivo o negativo (*n* unidades). Los mapas de calor representan un campo escalar (0-1) con diferencias de colores (tonos cálidos y fríos en el rango azul rojo) indicando cambios proporcionales en el área local. Tanto las grillas como los mapas de calor se basan en interpolaciones de funciones TPS. Los procedimientos estadísticos y de visualización fueron llevados a cabo los programa MorphoJ (versión 1.02 h) (Klingenberg, 2011); PAST (versión 3.02) (Hammer *et al.*, 2001); Geomorph (Adams *et al.* 2014); Shapes (Claude, 2008) y Morpho (Schlager, 2014) los tres últimos incorporados como paquetes en el programa libre R (R Development Core Team, 2015).

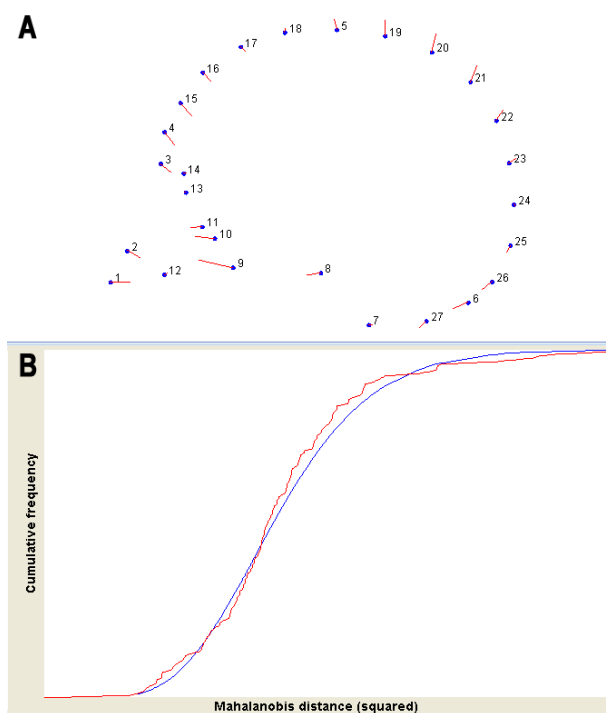


Figura 9.2. Valores atípicos, error intraobservador y distribución normal multivariada. A individuo de mayor desviación de la forma consenso. B curva de distribución acumulada de las distancias D^2 en el conjunto de datos (línea roja) y la curva esperada de distribución normal multivariada (línea azul).

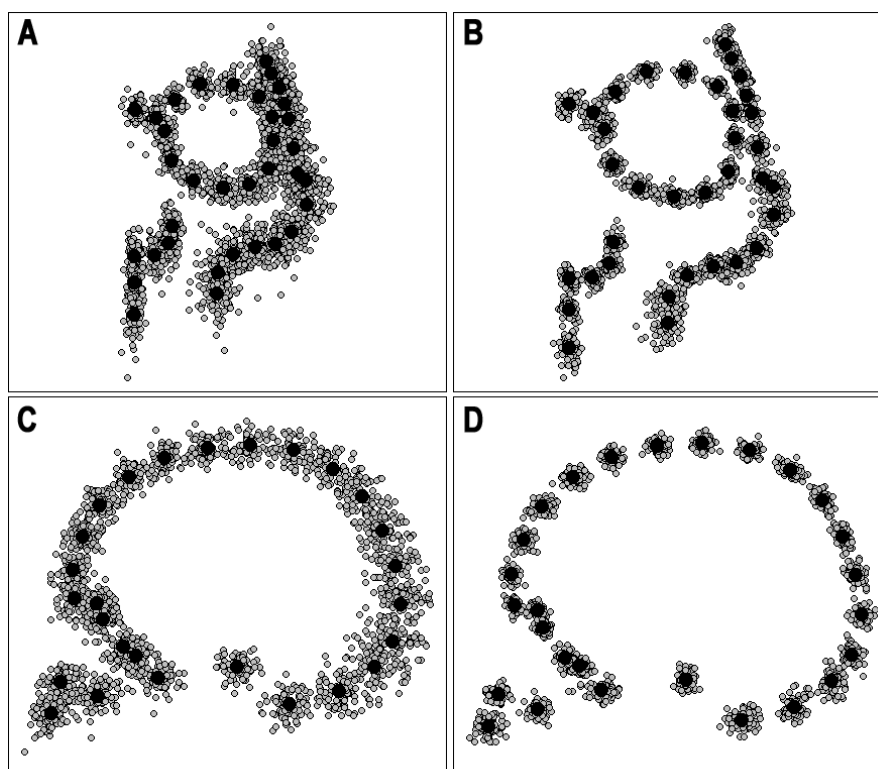


Figura 9.3. Forma consenso para las dos principales configuraciones de *landmarks* y *semilandmraks* (facial frontal y craneal total) indicando la dispersión de puntos antes (A, C) y después (B, D) del ajuste Procrustes.

IX.2.2.3. Métodos genético-cuantitativos

Los métodos basados en la teoría genético-cuantitativa son los mismos que se emplearon en el análisis de la variabilidad craneométrica y por lo tanto los detalles no serán repetidos aquí. Básicamente se usaron dos técnicas enfocadas en la detección de diferentes tipos de fuerzas evolutivas entre ellas análisis de matrices-R (*sensu* Relethford y Blangero, 1990) para investigar el papel del flujo génico y la deriva y la prueba β de Ackerman y Cheverud (2002, 2004) basada en los supuestos teóricos de Lande (1976, 1979, 1980) para investigar el papel de la selección tanto diversificadora como estabilizante. Debido a que los análisis de matrices-R fueron diseñados para variables craneométricas lineales y no para coordenadas de *landmarks* se debieron hacer algunos ajustes sugeridos por Roseman y Weaver (2004) los cuales consisten en calcular componentes principales de las coordenadas Procrustes ajustadas por tamaño para ser usados como variables en el programa RMET y el empleo de un valor de $h^2 = 1$ bajo la suposición conservadora de heredabilidad completa empleando en el presente caso la configuración craneal total y la división de la muestra en grupos cronológicos. Para la prueba β se emplearon las coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* de las tres diferentes configuraciones empleadas en la presente investigación. Debido a que el tamaño es importante de evaluar en los modelos de evolución y divergencia poblacional en el presente estudio se emplearon las coordenadas Procrustes corregidas por tamaño y sin corregir. También se investigaron los cinco grupos cronológicos mencionados. Los cálculos de la prueba β se hicieron en el programa libre R (3.1.0-04-2014). Debido a la alta dimensionalidad de los datos morfogeométricos previo al cómputo de la prueba β se exploró la estructura de los componentes y se descartaron los que explicaron muy poca varianza con el fin de aumentar la robusticidad estadística de los resultados y por lo tanto no se emplearon el total de los componentes (50 en la configuración craneal total, 70 en la facial y 38 en el neurocráneo). Los componentes principales se calcularon en el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011).

IX.3 Resultados y discusión

IX. 3.1 Métodos descriptivos y exploratorios

En general el nivel de pérdida de datos en el presente estudio fue bajo y muy pocos individuos ($n=2$) necesitaron de imputación/reflexión de *landmarks/semilandmarks* para generar matrices completas. Los resultados de la búsqueda de valores atípicos mostraron que el individuo de mayor desviación de la forma consenso que en este caso diverge poco (figura 9.2A) y la curva de distribución acumulada de las distancias de Mahalanobis cuadradas del conjunto de datos y la curva esperada para una distribución normal multivariada (9.2B). Ambas curvas son muy similares lo cual indica que en general la curva generada por el conjunto *landmarks* y *semilandmarks* digitalizados se ajusta a una distribución normal mutivariada. En general puede

decirse que hubo alta consistencia interna en la digitalización de *landmarks* y *semilandmarks* por lo que el error intraobservador es bajo. La evaluación del efecto del dimorfismo sexual sobre la variación craneofacial se evaluó mediante un una prueba ANOVA Procrustes para las diferentes configuraciones y tanto para el tamaño como para la forma (Tabla, 9.3). La forma de la configuración craneal total y neurocráneo presentó diferencias significativas entre los sexos mientras que la configuración neurocráneo presentó diferencias significativas en el tamaño. Esto sugiere que las diferencias en la morfología craneofacial relacionadas con el dimorfismo sexual implican tanto el tamaño como con la forma. En la figura 9.4 las diferencias en el tamaño (logaritmo del tamaño centroide) muestran que los individuos masculinos poseen valores más altos en las configuraciones craneal total y facial frontal mientras que los femeninos en el neurocráneo. Una prueba de t reveló que los valores medios de la configuración neurocráneo entre masculinos y femeninos difieren significativamente mientras que la prueba F no mostró diferencias en la varianza (Tabla, 9.5). Un grafico de dispersión (Figura, 9.5) producto de ACP empleando las variables de forma (*shape*) mostró que en el morfoespacio hay una superposición de individuos de diferente sexo lo que indica relativamente poca diferenciación una vez se corrige la alometría. No obstante tal y como lo indican los análisis uni y multivariados y el gráfico de dispersión hay algunas diferencias relevantes como la leve tendencia de los individuos femeninos a ubicarse en el lado positivo del CP1 y los masculinos en el negativo, el CP2 por otro lado posee una estructura menos clara sin una distinción aparente entre ambos sexos. En general este análisis sugiere que hay cambios importantes en la forma craneofacial, en términos de la configuración craneal total, asociados al dimorfismo sexual en el Norte de los Andes.

Tabla 9.3. ANOVA Procrustes para el factor sexo (tamaño y forma) en las diferentes configuraciones analizadas.

Configuración		Suma de cuadrados	Cuadrados medios	g.l	F	P
Craneal total	Tamaño	0.0001	0.0001	1	1.83	0.1806
	Forma	0.0050	0.0001	50	2.27	0.0001
Facial frontal	Tamaño	0.0000	0.0000	1	0.14	0.7094
	Forma	0.0065	0.0009	66	1.19	0.1430
Neurocráneo	Tamaño	0.0003	0.0003	1	4.67	0.0337
	Forma	0.0043	0.0001	34	2.21	0.0001

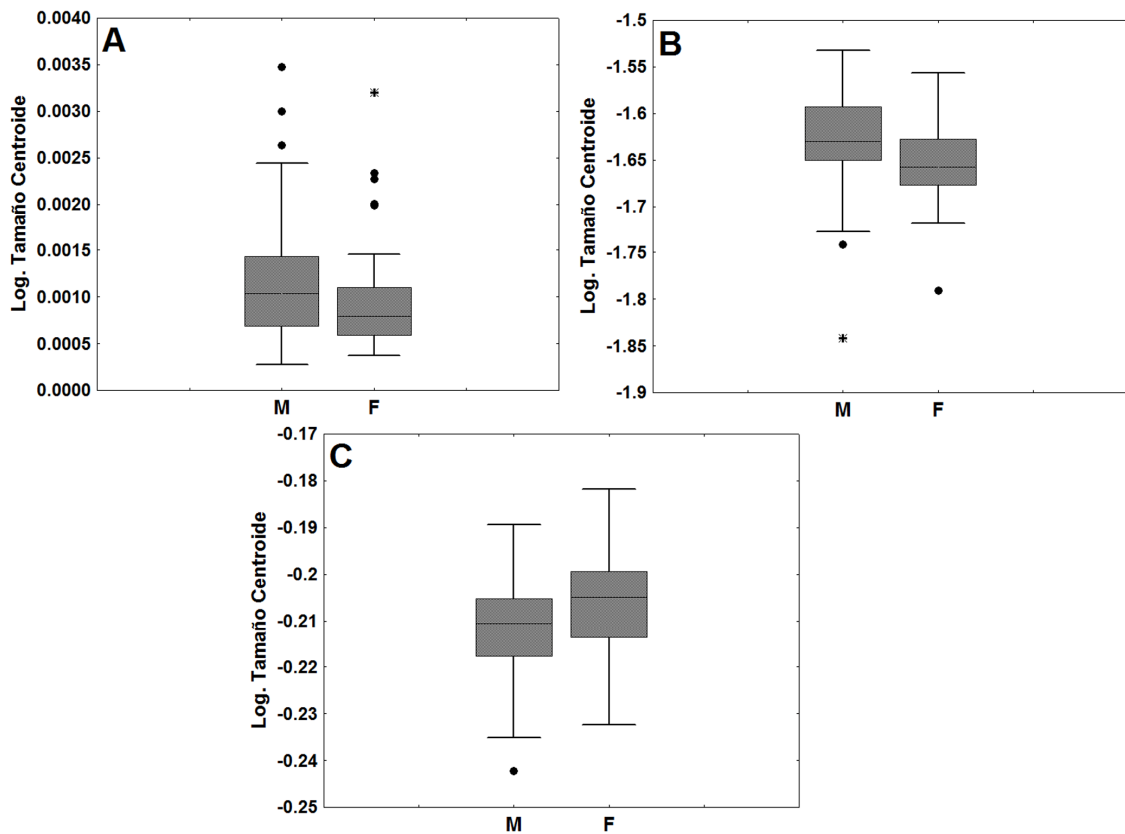


Figura 9.4. Gráficos de cajas que representan las diferencias en las medianas del tamaño centroide (log SC) entre ambos sexos para las tres configuraciones analizadas A craneal total, B facial frontal y C neurocráneo. La línea horizontal media marca la mediana, la amplitud de la caja es del 25%-75%, la línea vertical es el rango intercuartil no-outlier mínimo y máximo y los círculos son los valores extremos establecidos como 1.5 veces la amplitud del rango intercuartil.

Tabla 9.5. Estadísticos descriptivos y pruebas t y F para las diferencias de tamaño (logaritmo del tamaño centroide) entre individuos masculinos y femeninos en las tres configuraciones analizadas

	Femeninos	Masculinos
Configuración craneal total		
N	32	49
Media	0.00099272	0.0011996
intervalos de confianza 95%	0.00074862-0.0012368	0.0010068-0.0013924
Varianza	0.000000458	0.000000450
Prueba t	-1.3517, p=0.180	
Prueba F	1.0176 p=0.938	
Configuración neurocráneo		
Media	-0.20669	-0.21206
intervalos de confianza 95%	-0.21083-0.20254	-0.21512-0.209
Varianza	0.000132	0.000113
Prueba t	2.153 p= 0.034	
Prueba F	1.164 p=0.624	
Configuración facial frontal		
N	34	51
Media	0.00280	0.00270
intervalos de confianza 95%	0.00235-0.00325	0.00239-0.00301
Varianza	0.00000165	0.00000121
Prueba t	0.373 p=0.709	
Prueba F	1.365 p=0.314	

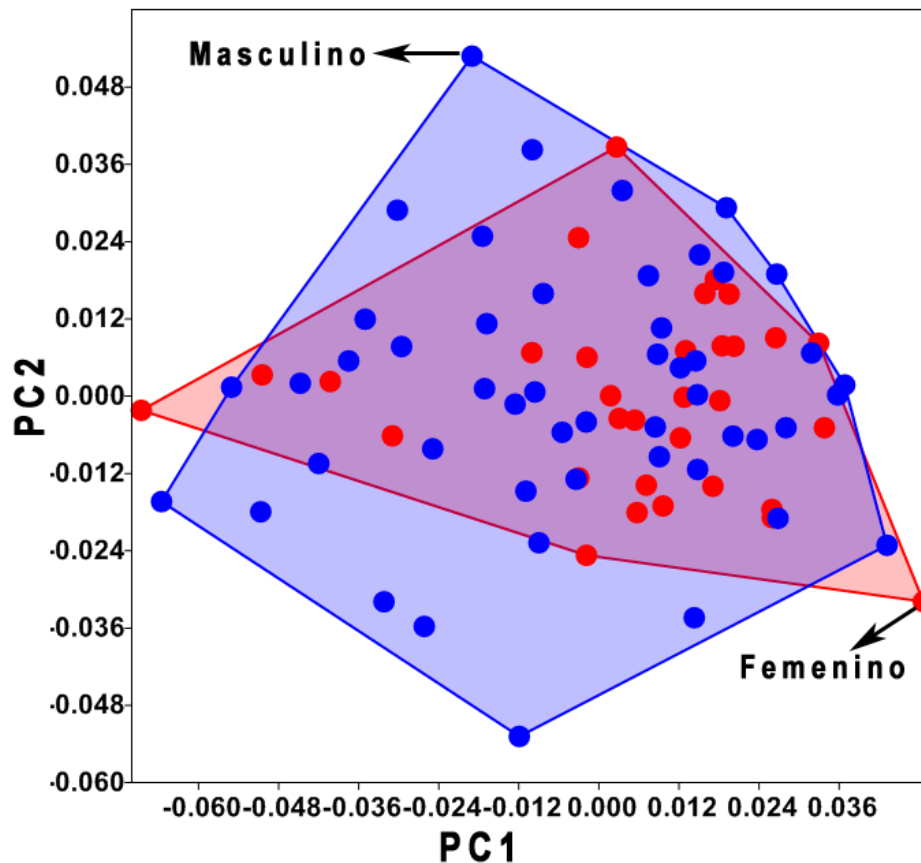


Figura 9.5. ACP (CP1-CP2 36,1% de la varianza) a partir del género en la configuración craneal total.

Aparte se presentan los análisis exploratorios respecto a la diferenciación craneofacial ocurrida en la región tanto en tamaño como en forma empleando las tres configuraciones y los dos factores previamente economía y tiempo. En la figura 9.6 se presentan los resultados del ACP empleando la configuración craneal total y su diferenciación en términos temporales (CP1 autovalor = 0,000390, 22,3% de la varianza; CP2 autovalor= 0,000241, 13,8% de la varianza). El gráfico de dispersión permite identificar claramente que existen notables diferencias a nivel temporal donde los grupos del Holoceno temprano y medio se ubican en el lado derecho del gráfico con scores positivos en el CP1, la muestra del Holoceno tardío inicial presenta una distribución amplia con individuos ubicados en ambos lados del CP1 con scores positivos y negativos mientras que las muestras del holoceno tardío final de la Sabana y del resto de Colombia se ubican en el lado izquierdo del gráfico con scores negativos. En concordancia con esto el CP2 sugiere un patrón de variación relativamente similar ya que los scores negativos tienden a caracterizar a los grupos tardíos y los positivos a los grupos del Holoceno temprano y medio aunque el nivel de diferenciación es más difuso. Una vez más la muestra del Holoceno tardío inicial ocupa una posición central sin una distribución definida a ambos lados del PC2. Los cambios en forma a lo largo de los dos componentes se presentan como *wireframes* los

cuales muestran diferencias importantes en la morfología craneofacial en términos temporales a nivel regional. Los grupos del Holoceno temprano y medio (*wireframe* correspondiente a los scores positivos del CP1) se caracterizan por un cráneo alargado, bajo, con tendencia al prognatismo y arcos superciliares prominentes. Los grupos del Holoceno tardío inicial y final (*wireframe* correspondiente a los scores negativos del CP1) por otro lado muestran una morfología distinta con un cráneo alto, globular, poca proyección facial y un proceso mastoideo alto. Aparte los cambios en forma en el CP2 muestran un patrón similar al CP1 excepto que parece exagerar algunos rasgos como los arcos superciliares, la altura del cigomático y las orbitas y el tamaño pequeño del proceso mastoideo en los individuos con scores positivos que más o menos corresponden a los grupos del Holoceno temprano/medio y tardío inicial. Los individuos con scores negativos exhiben una retracción facial marcada y proyección del cigomático y las orbitas así como un aplanamiento del frontal y un proceso mastoideo de gran tamaño. Por otro lado los resultados del análisis del tamaño craneofacial a nivel temporal sugieren poca diferenciación a lo largo del Holoceno ya que la única divergencia en los valores promedio a nivel estadístico fue entre las muestras del Holoceno medio y del Holoceno tardío inicial (Tabla, 9.6; Figura, 9.7). Aún así los gráficos de cajas muestran mayor fluctuación y variación del tamaño promedio donde los valores más bajos pertenecen a las muestras del Holoceno medio y tardío final del resto de Colombia, el mayor a la muestra del Holoceno tardío inicial y gran dispersión en los dos últimos y el Holoceno tardío final de la Sabana de Bogotá. Estos resultados sugieren que durante los últimos 10 mil años de microevolución de la morfología craneofacial en la región los cambios más importantes se dan a nivel de forma y en menor medida en tamaño donde el periodo más crítico parece ubicarse entre el Holoceno medio y tardío inicial (ca. 5000-2500 años ¹⁴C AP).

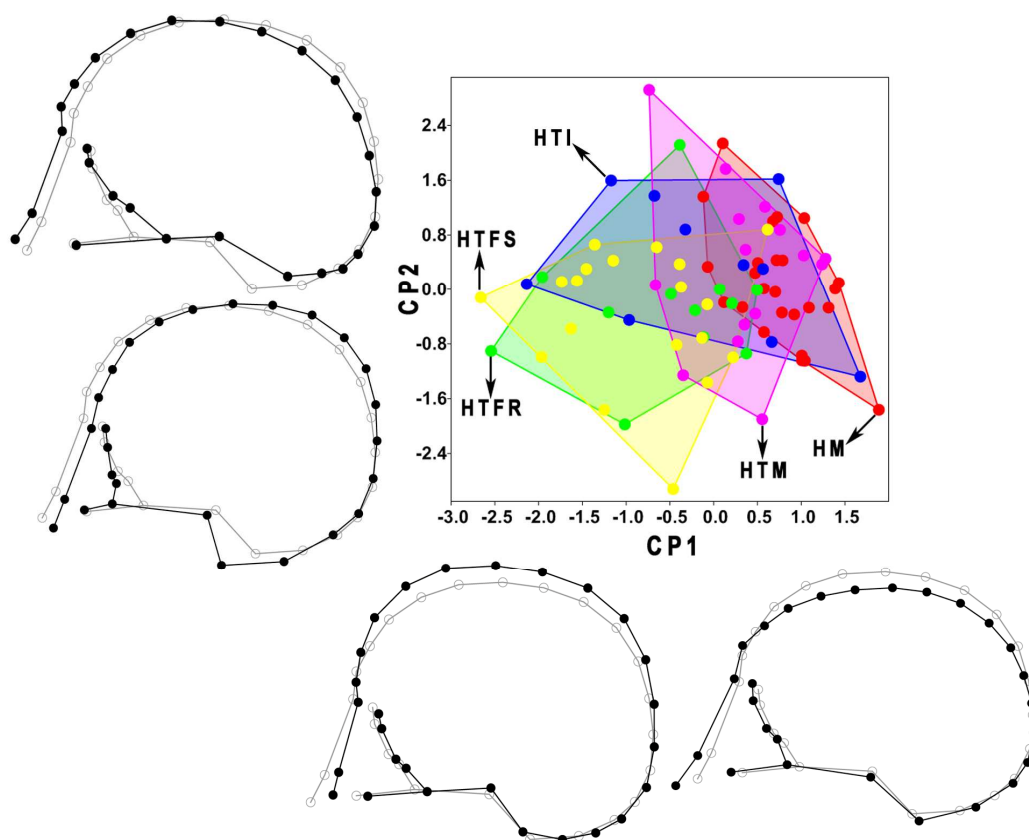


Figura 9.6. ACP (CP1-CP2 36,12% de la varianza) a partir de la configuración craneal total y el factor cronología. Los códigos de los grupos aparecen como en la tabla 9.1. En los extremos positivos y negativos de cada CP se muestran *wireframes* representando la variación craneofacial. Los *landmarks* en gris representan la configuración del espécimen promedio (forma consenso) y los *landmarks* en negro representan un extremo aproximado de la variación (1.0 unidades). Los códigos como en la tabla 9.1.

Tabla 9.6. Prueba *t* entre el tamaño (logaritmo del tamaño centroide) de grupos cronológicos del Norte de los Andes según la configuración craneal total. Por debajo de la diagonal valor *t* y por encima valor *p*.

Grupo	HTM	HM	HTI	HTFS	HTFR
HTM	0	0.110	0.446	0.995	0.953
HM	-1.635	0	0.021	0.165	0.185
HTI	0.774	-2.413	0	0.513	0.477
HTFS	0.005	-1.412	0.671	0	0.961
HTFR	0.060	-1.350	0.724	-0.004	0

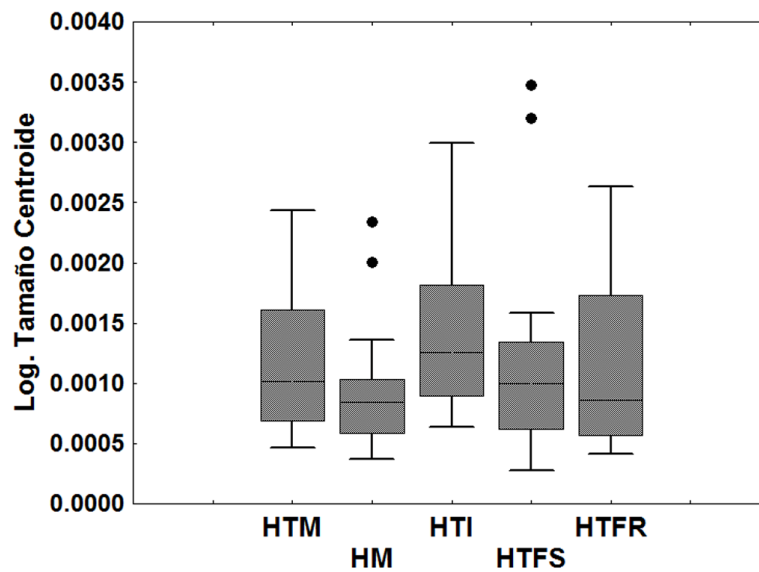


Figura 9.7. Gráficos de cajas que representan las diferencias en las medias del tamaño centroide (log SC) entre grupos cronológicos según la configuración craneal total. Los códigos como en la tabla 9.1. Características de los gráficos de cajas como en figura 9.4.

Debido a que no solo el tiempo sino la transformación en los sistemas de subsistencia pueden generar cambios morfológicos importantes a nivel craneofacial es importante evaluar el posible papel de este último factor en la transformación fenotípica. No obstante es necesario mencionar que existe un solapamiento en los dos factores analizados en la presente investigación, es decir existe una correlación significativa entre la cronología y la economía. Esto se debe a que en el Norte de los Andes, a diferencia de otras regiones de Sudamérica, los cambios en subsistencia se dieron con muy pocas excepciones a nivel temporal donde los grupos del Holoceno temprano y medio poseen básicamente un modo de subsistencia cazador-recolector con diferentes grados de flexibilidad hacia la pesca y otras actividades (ver Gnecco, 2003); los grupos del Holoceno tardío inicial se caracterizan por tener una economía mixta, es decir donde se inicia el cultivo de alimentos pero que depende todavía bastante de la caza y recolección, y los grupos del Holoceno tardío final presentan una economía de explotación intensiva agrícola, sedentarización, etc. En las figuras 9.8 y 9.9 y en la tabla 9.7 se muestran los resultados del análisis de la forma y tamaño respectivamente en términos de economía. El gráfico de dispersión obtenido a partir de un ACP tomando en cuenta los dos primeros (CP1 autovalor = 0,000390, 22,3% de la varianza; CP2 autovalor= 0,000241, 13,8% de la varianza) muestran una importante diferenciación a nivel de subsistencia donde los grupos cazadores-recolectores se ubican en el lado derecho del gráfico con scores positivos a lo largo del CP1, la muestra con una economía mixta cazadora-recolectora y agricultura incipiente representa una especie de “puente” y los individuos se ubican a ambos lados del CP1 con scores positivos y negativos y finalmente la muestra catalogada como agricultura especializada se localiza en la parte izquierda del gráfico con scores negativos. El CP2 por el contrario no posee una estructura definida y

contiene individuos con distintos tipos de subsistencia ubicados indistintamente en el gráfico con scores positivos y negativos aunque un gran porcentaje de individuos agricultores especializados tienden a presentar scores negativos y los agricultores incipientes y cazadores-recolectores scores positivos sugiriendo una diferenciación en subsistencia pero mucho menos marcada que el CP1. Los cambios en forma asociados a esta diferenciación se presentan como mapas de calor superpuestos a la grilla TPS ubicados en los extremos positivos y negativos del gráfico de dispersión donde el correspondiente a los individuos cazadores-recolectores (scores positivos) en el CP1 exhibe los cambios más importantes (valores altos en rojo) a nivel facial y del mastoides específicamente en la región del cigomático y del maxilar así como cambios en el frontal. La tendencia opuesta la presenta el gráfico que representa a los individuos con scores negativos en el PC1 que caracteriza a los agricultores especializados donde los cambios con valores más altos se ven a nivel de la bóveda y con valores bajos pero relevantes en el maxilar. Aparte el CP2 sugiere una tendencia similar aunque otras regiones craneales parecen exhibir modificaciones significativas como el parietal, occipital y las orbitas en los individuos con scores positivos mientras que los individuos con scores negativos muestran cambios importantes en la glabella, el mastoides y el cigomático así como en el frontal/occipital. Es importante mencionar que algunos de los cambios más relevantes en este componente se relacionan con el nivel de robusticidad como la prominencia de los arcos superciliares y del mastoides que caracterizan a los grupos agricultores. En general el ACP resalta cambios en regiones específicas relacionadas con la masticación como el maxilar y el cigomático aunque los cambios vistos en otras regiones faciales (orbitas, glabella) y del neurocráneo pueden sugerir una respuesta conjunta (*i.e.* integrada) a cambios en la dieta o alternatively a procesos que no están siendo considerados (v.g. deformación artificial, temperatura, etc). Por último el análisis del tamaño (Tabla 9.7, Figura 9.9) no reveló cambios significativos entre los grupos de subsistencia a excepción de la comparación CR-CR/AI reforzando los análisis anteriores que sugieren que el periodo de cambio más importante en la región ocurrió en la transición Holoceno medio – tardío. La figura 9.9 indica que la muestra integrada por grupos agricultores incipientes posee los valores promedio más altos a diferencia de los cazadores-recolectores y agricultores especializados con valores bajos pero con alta dispersión (*i.e.* valores atípicos). Análisis desarrollados por el autor en referencia a cambios en la dieta empleando razones de isótopos estables, índices y planos de desgaste y patologías orales (Delgado, 2013; Delgado *et al.*, 2014) muestran un patrón totalmente concordante con los análisis morfogeométricos donde se evidencia que es durante el Holoceno tardío inicial donde se concentran los cambios más importantes a nivel de subsistencia y dieta en la región. Esto es cambios de una dieta enfocada en plantas y carne C₃ a una compuesta mayoritariamente en cultígenos C₄, disminución de la dureza de los alimentos e incremento de patologías relacionadas con un mayor consumo de carbohidratos, poca higiene oral e interrupciones en el crecimiento y desarrollo dental.

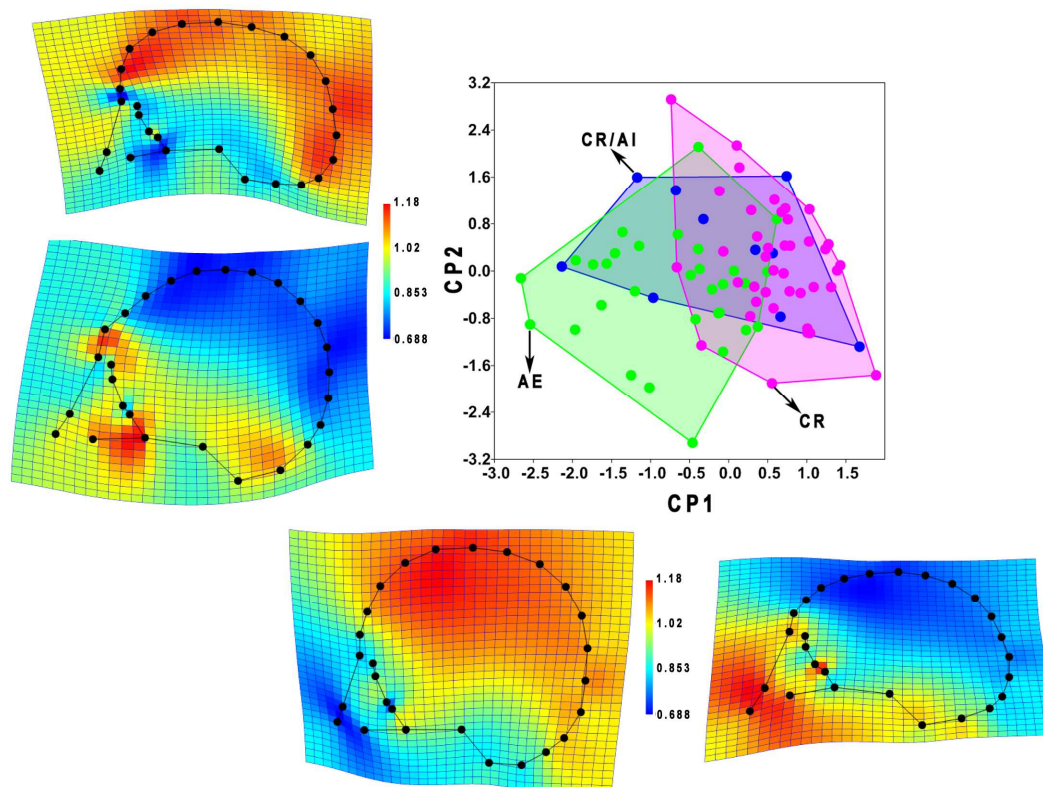


Figura 9.8. APC (CP1-CP2 36,12% de la varianza) a partir de la configuración craneal total y el factor economía. Los mapas de calor representan las principales diferencias craneofaciales en forma correspondientes a los dos primeros CP. Campo escalar (0-1.2) y el rango de colores denotan cambios mayores en los extremos de la gama (rojo – azul) y sin cambio en el centro (verde). Factor de escala negativo y positivo (1.0 unidades). Los códigos como en la tabla 9.1.

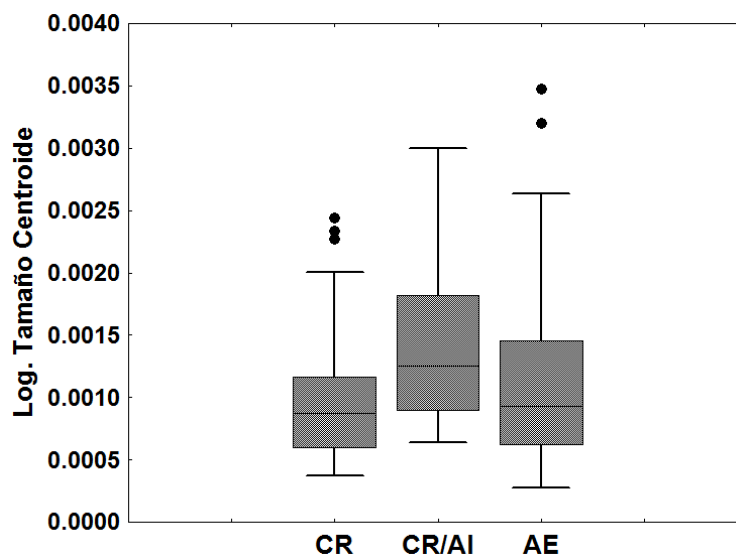


Figura 9.9. Gráficos de cajas que representan las diferencias en las medias del tamaño (log SC) entre grupos de subsistencia según la configuración craneal total. Los códigos como en la tabla 9.1. Características de los gráficos de cajas como en figura 9.4.

Tabla 9.7. Prueba t entre el tamaño (logaritmo del tamaño centroide) de muestras con diferente tipo de subsistencia del Norte de los Andes según la configuración craneal total. Por debajo de la diagonal valor t y por encima valor p .

Grupo	CR	CR/AI	AE
CR	0	0.056	0.286
CR/AI	-1.980	0	0.446
AE	-1.073	-0.769	0

Desde otro punto de vista se investigaron en forma complementaria los cambios morfológicos (tamaño y forma) desde dos técnicas exploratorias pero enfocadas en la clasificación cono análisis de funciones discriminantes (AFD) y análisis de variables canónicas (AVC) que si bien pueden producir información redundante en la presente investigación se usan para dos fines distintos. El objetivo de la primera técnica (AFD) se usa para investigar las diferencias (*i.e* el nivel de separación) en la forma promedio entre dos grupos de observaciones donde se toman en cuenta el estadístico T-cuadrada (su valor p y p permutacional 10000 permutaciones) y los scores de validación cruzada mientras que el AVC se usa para encontrar los “rasgos” o variables de forma que mejor distinguen entre múltiples grupos de especímenes, el nivel de variación (cantidad de dispersión) y la distancia biológica (Mahalanobis o Procrustes) entre grupos empleando una variable de agrupación o grupos definidos a priori. Una ventaja o desventaja de ambos análisis es que tienden a minimizar (*i.e.* AFD) o maximizar (*i.e.* AVC) las diferencias entre grupos dependiendo de la cantidad de individuos y de *landmarks* empleados. En el presente caso la cantidad de variables es superior a la cantidad de individuos por lo cual es esperables que dichos sesgos se manifiesten.

En las figuras 9.10AB-9.11 y las tablas 9.8-9.9 se presentan los resultados del AFD de acuerdo con los factores cronología y economía respectivamente. De acuerdo con los *wireframe* de las figuras 9.10A y B existen cambios importantes en la forma craneofacial a lo largo del Holoceno donde se evidencia una tendencia hacia el incremento de las diferencias en forma desde el Holoceno temprano hacia el Holoceno tardío. Los *wireframes* donde se comparan la muestra del Holoceno temprano/medio (figura 9.10A) indican algunos cambios que se concentran en el maxilar, el cigomático, la glabella, el frontal, el occipital y en el proceso mastoides que no son muy pronunciados. No obstante las diferencias se incrementan cuando se comparan las muestras posterior al Holoceno medio (Figura 9.10B) donde se detectan cambios mucho más exagerados básicamente en el modulo facial, en el frontal y la base incluyendo el proceso mastoides. Esto sugiere que existe mucha más divergencia a partir del Holoceno medio (*i.e.* Holoceno tardío inicial y Holoceno tardío final). De manera interesante el nivel de diferenciación entre las dos muestras tardías es mínimo. Esta tendencia se ve corroborada por los resultados de la prueba T^2 entre la forma promedio de cada par muestras que sugiere que tanto la muestra HTM, HM y

HTI son estadísticamente diferentes de las muestras HTFS y HTFR (Tabla, 9.8). Los scores de la validación cruzada muestran que ningún par de muestras se diferencian totalmente indicando al contrario solapamiento en todos los casos. Estos resultados son interesantes no obstante cierto nivel de precaución es necesarios debido a los tamaños muestrales pequeños.

Aparte en cuanto a la economía el AFD también mostró cambios importantes a nivel de la forma craneofacial entre los tres grupos de subsistencia analizados. Los *wireframes* (figura 9.11) indican que los cazadores-recolectores y los cazadores-recolectores/agricultores incipientes poseen relativamente pocas diferencias a nivel general, aunque una mirada detallada detectó diferencias en la región facial, el arco cigomático y la base/proceso mastoides así como leves cambios en el frontal y el occipital. Ambos grupos poseen un patrón craneal similar, esto es un cráneo alargado, bajo y con tendencia al prognatismo. Por otro lado la comparación entre los cazadores-recolectores y los agricultores especializados muestra la mayor diferenciación a nivel morfológico donde las regiones de cambio más importantes involucran el maxilar. La altura facial, las orbitas y la proyección/retracción del cigomático son los cambios más importantes junto con la base, el proceso mastoides y la bóveda. Ambos grupos poseen patrones craneales totalmente opuestos por ejemplo los cazadores-recolectores presentan proyección facial y retracción del malar, cráneo alargado y bajo y base corta mientras que los agricultores especializados poseen retracción facial y proyección del malar, cráneo corto, alto y globular y tanto una glabella como un proceso mastoides prominente. Por último la comparación entre los cazadores-recolectores/agricultores incipientes y los agricultores especializados del Holoceno tardío inicial y final también reveló cambios relevantes en las formas promedio casi totalmente restringidos a la región facial, al cigomático y el proceso mastoides. Ambos grupos poseen un cráneo alto, corto y globular aunque dicha configuración es menos marcada en el grupo CR/AI. También se diferencial en el nivel de retracción/proyección facial y del cigomático y básicamente en el tamaño y forma del proceso mastoides mucho más marcado en los grupos agricultores especializados. Los scores de validación cruzada no diferencian completamente a ningún grupo aunque la comparación CR-AE muestra la mayor de las diferenciaciones indicando formas craneales completamente opuestas. Los resultados de la prueba T^2 confirman totalmente las tendencias observadas y muestran que la única comparación que arrojó un valor altamente significativo fue precisamente la comparación CR vs AE. En conjunto estos resultados muestran que la economía es un factor que explica parte de la divergencia morfológica ocurrida en la región a lo largo del Holoceno (Tabla, 9.9).

Tabla 9.8. Prueba T^2 de Hotelling entre la forma consenso de grupos cronológicos del Norte de los Andes según la configuración craneal total. Por debajo de la diagonal valor T^2 y por encima valor p permutacional (10000) permutaciones.

Grupo	HTM	HM	HTI	HTFS	HTFR
HTM	0	0.634	0.066	0.069	0.034
HM	419.6	0	0.315	0.121	0.013
HTI	87.01	341.6	0	0.000	0.019
HTFS	530.7	2596.8	504.6	0	0.061
HTFR	176.9	871.75	103.5	216.3	0

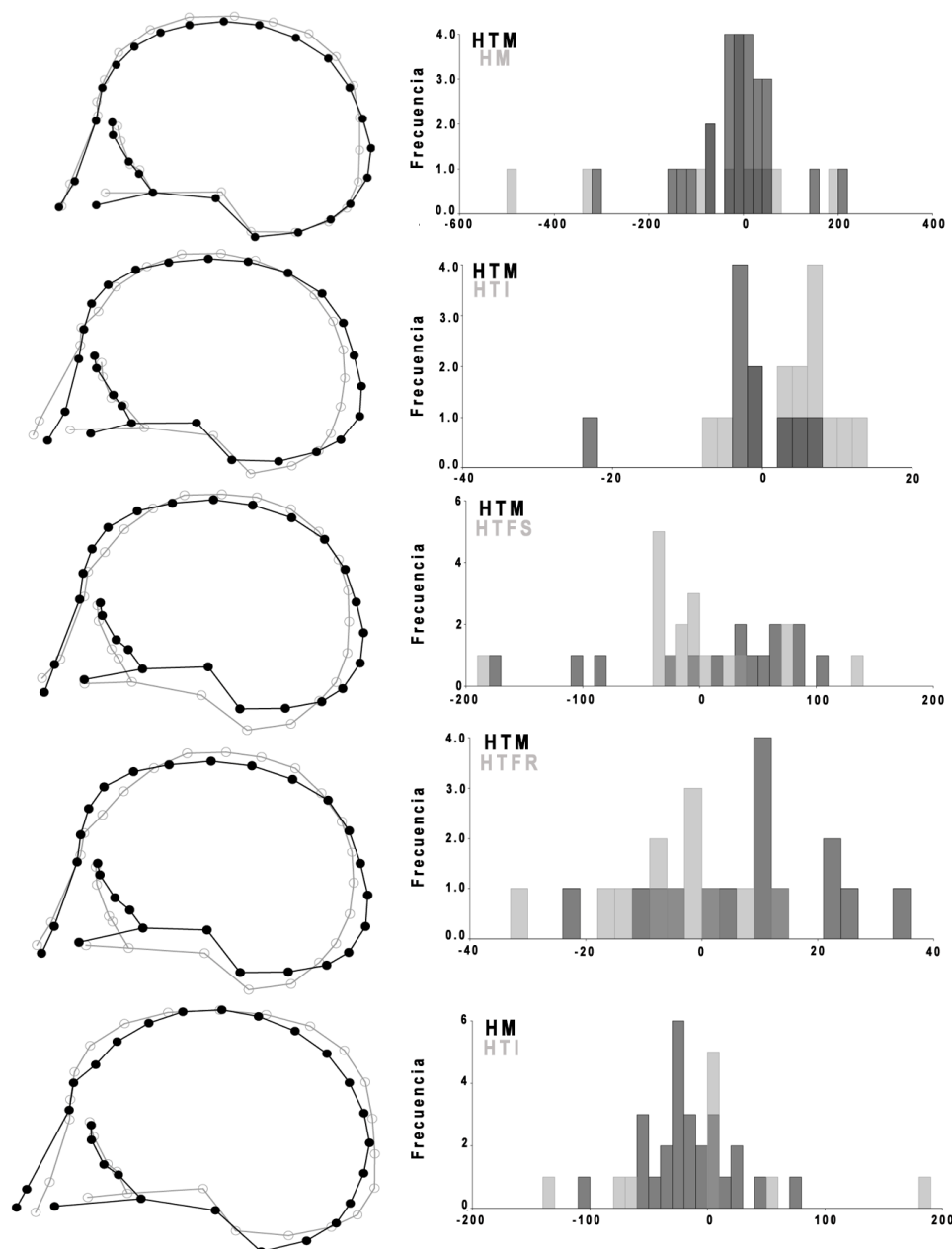


Figura 9.10A. Resultados del AFD entre cada par de grupos cronológicos. A la izquierda gráficos *wireframe* que representan la forma consenso de cada grupo (factor de escala 5.0 unidades) y a la derecha gráficos de frecuencia de los scores de la validación cruzada entre cada par de grupos comparados.

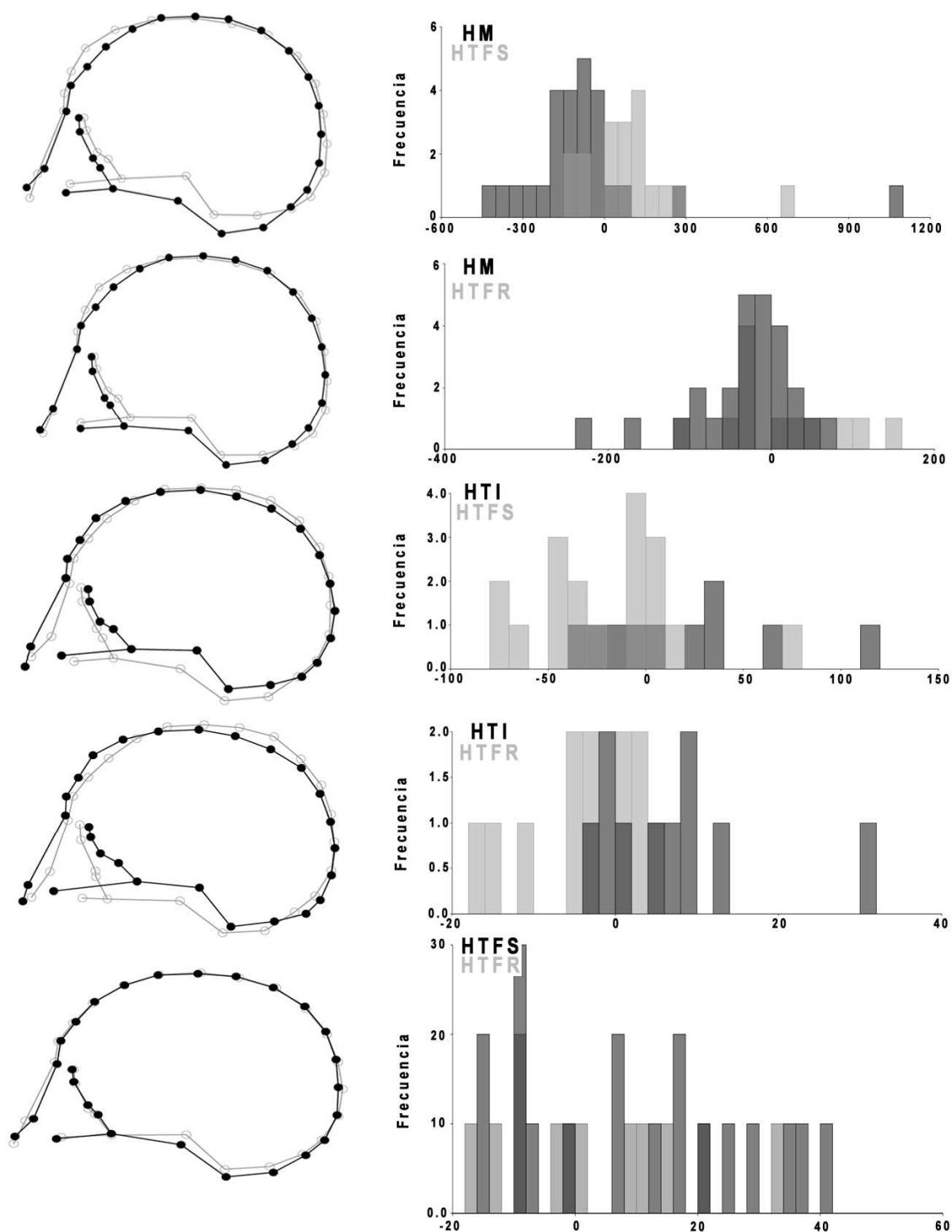


Figura. 9.10B. Resultados del AFD entre cada par de grupos cronológicos. A la izquierda gráficos *wireframe* que representan la forma consenso de cada grupo (factor de escala 5.0 unidades) y a la derecha gráficos de frecuencia de los scores de la validación cruzada entre cada par de grupos comparados (continuación de la Figura 4.10A).

Tabla 9.9. Prueba T^2 de Hotelling entre la forma consenso de cada par de grupos de subsistencia del Norte de los Andes según la configuración craneal total. Por debajo de la diagonal valor T^2 y por encima valor p permutacional (10000) permutaciones.

Grupo	CR	CR/AI	AE
CR	0	0.607	0.000
CR/AI	1416.1	0	0.223
AE	696.3	731.3	0

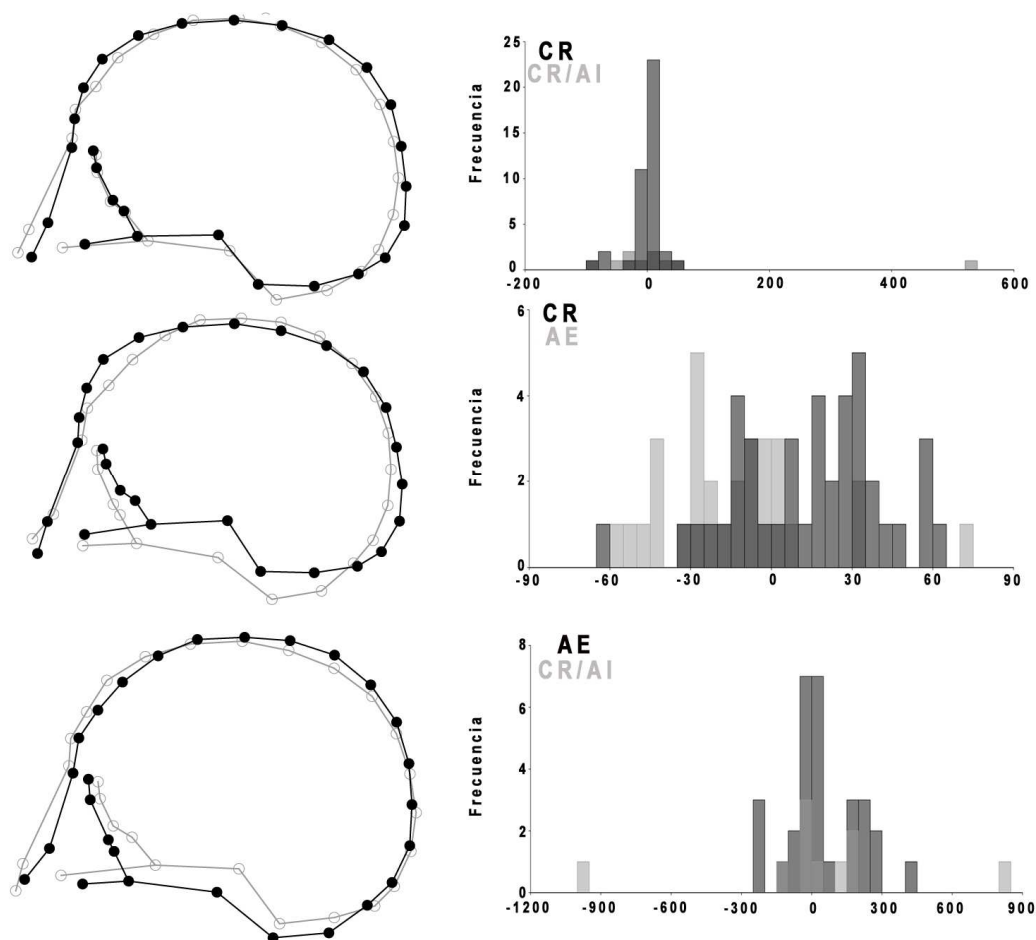


Figura 9.11. Resultados del AFD entre cada par de grupos de subsistencia. A la izquierda gráficos *wireframe* que representan la forma consenso de cada grupo (factor de escala 3.5 unidades) y a la derecha gráficos de frecuencia de los scores de la validación cruzada entre cada par de grupos comparados.

Finalmente, en cuanto a los análisis exploratorios tomando en cuenta la configuración craneal total en las figuras 9.12-9.15 y tablas 9.10-9.11 se presentan los resultados del AVC empleando los factores tiempo y economía. En concordancia con los análisis previos el AVC muestra que los patrones de diversidad craneofacial en el Norte de los Andes cambiaron a lo largo del Holoceno existiendo periodos de mayor y menor cambio en la secuencia analizada. La figura 9.12 muestra un gráfico de dispersión de las dos primeras variables canónicas, que juntas

explican el 79,4% de la varianza, donde se aprecia una diferenciación marcada entre los grupos del Holoceno tardío final y del Holoceno temprano/medio y tardío inicial. Los primeros ocupan el lado izquierdo del gráfico con los scores positivos en la VC1 mientras que los segundos presentan scores negativos. La VC2 por otro lado tiende a diferenciar entre los grupos del Holoceno medio y tardío final del resto de Colombia de los grupos del Holoceno temprano, tardío inicial y del Holoceno tardío final de la Sabana de Bogotá indicando que al interior de cada subgrupo cronológico (*i.e.* tempranos y tardíos) existe también divergencia morfológica o en otras palabras otras fuentes de diversidad aparte del tiempo son responsables de los cambios observados. Los cambios en forma asociados a dicha diferenciación se muestran como mapas de calor superpuestos en grillas TPS los cuales indican que los individuos tardíos poseen a nivel general un cráneo alto y corto con retracción facial, proyección del cigomático, una bóveda globular. Los valores más altos (en rojo) en el campo escalar se concentran en el maxilar y en el hueso temporal a la altura del porion mientras que los valores bajos (en azul) en la región facial específicamente en el cigomático y la región frontal (nasion). El patrón craneofacial contrario lo exhiben los grupos pre-3000 años ¹⁴C AP quienes poseen un cráneo alargado, bajo con proyección facial (prognatismo) y del mastoides así como la retracción del cigomático y los valores más altos se concentran en el cigomático, las orbitas y la región frontal y los más bajos en el punto porion cuya conexión con los puntos del zigomático y el mastoides respectivamente producen una diferencia en el ángulo más recto en tempranos y obtuso en tardíos. La VC2 por otro lado sugiere cambios exclusivamente en la región anterior del cráneo en este caso integrada por el frontal y la cara y parte del temporal. Los individuos con scores positivos en esta variable (Holoceno medio y tardío final resto de Colombia) presentan los cambios más importantes en el frontal, la altura facial, la angulación y distancia porion-cigomático así como cambios en el cigomático (ancho del arco) y el nasion (arcos superciliares). Los individuos con scores negativos poseen transformaciones en el arco cigomático y el nasion específicamente disminución de la prominencia superciliar y valores bajos en la región facial, frontal y longitud del cigomático. De manera interesante el nivel de globularidad de la bóveda entre la forma de los grupos con scores positivos y negativos es similar. Los cambios más importantes en las VC 1 y 2 sugieren que el nivel de diferenciación entre la forma temprana y tardía se dan por la disminución del tamaño de la bóveda lo cual produjo un cráneo corto y el alargamiento de la cara lo cual también causó la retracción facial y proyección del cigomático. Estos cambios también produjeron la notable diferencia en la base de la bóveda y la retracción del mastoides. Cambios puntuales en la altura facial, prominencia de los arcos superciliares y la longitud y ángulo del arco cigomático también caracterizan la transformación de un cráneo temprano en tardío. Las diferencias a nivel estadístico entre los distintos grupos cronológicos analizados se presentan en la tabla 9.10 como distancias Procrustes entre cada par de grupos. Dicha tabla muestra que los grupos del Holoceno temprano y medio son estadísticamente diferentes a los

grupos del Holoceno tardío final tanto de la Sabana como del resto de Colombia. También hay diferencias significativas entre el Holoceno medio y tardío inicial y de esta última con la muestra del Holoceno tardío final tanto de la Sabana como del resto de Colombia. Este patrón de relaciones confirma el nivel de diferenciación visto en el gráfico de dispersión y los mapas de calor. La representación gráfica de la matriz de distancias Procrustes entre grupos cronológicos se presenta en la figura 9.13 como un análisis de escalamiento multidimensional (MDS con líneas de conectividad o *minimum spanning tree*) y como un árbol consenso *neighbour joining* (NJ 5000 interacciones) donde ambos gráficos sugieren el mismo patrón, esto es similitud entre el Holoceno temprano medio e incremento de la diferenciación desde el Holoceno tardío inicial y diferenciación máxima en el Holoceno tardío final. Así las muestras. pre-5000 años ^{14}C AP forman un *cluster* y las post-2000 años ^{14}C AP otro y la del tardío inicial representa una especie de “puente morfológico” entre ambos grupos cuya mayor afinidad se da hacia los tempranos (el valor stress del MDS y los valores *bootstrap* del árbol sugieren una buena representación de la matriz de distancias).

Tabla 9.10. Matriz de distancias Procrustes entre grupos cronológicos del Norte de los Andes. Por debajo de la diagonal valor de distancia y por encima valor p permutacional (10000) permutaciones.

AVC factor cronología VC1 48.5% y VC2 40% de la varianza					
Grupo	HTM	HM	HTI	HTFS	HTFR
HTM	0	0.278	0.257	0.0001	0.005
HM	0.0155	0	0.029	0.0001	0.005
HTI	0.0220	0.0254	0	0.005	0.194
HTFS	0.0351	0.0404	0.0249	0	0.830
HTFR	0.0296	0.0336	0.0302	0.0125	0

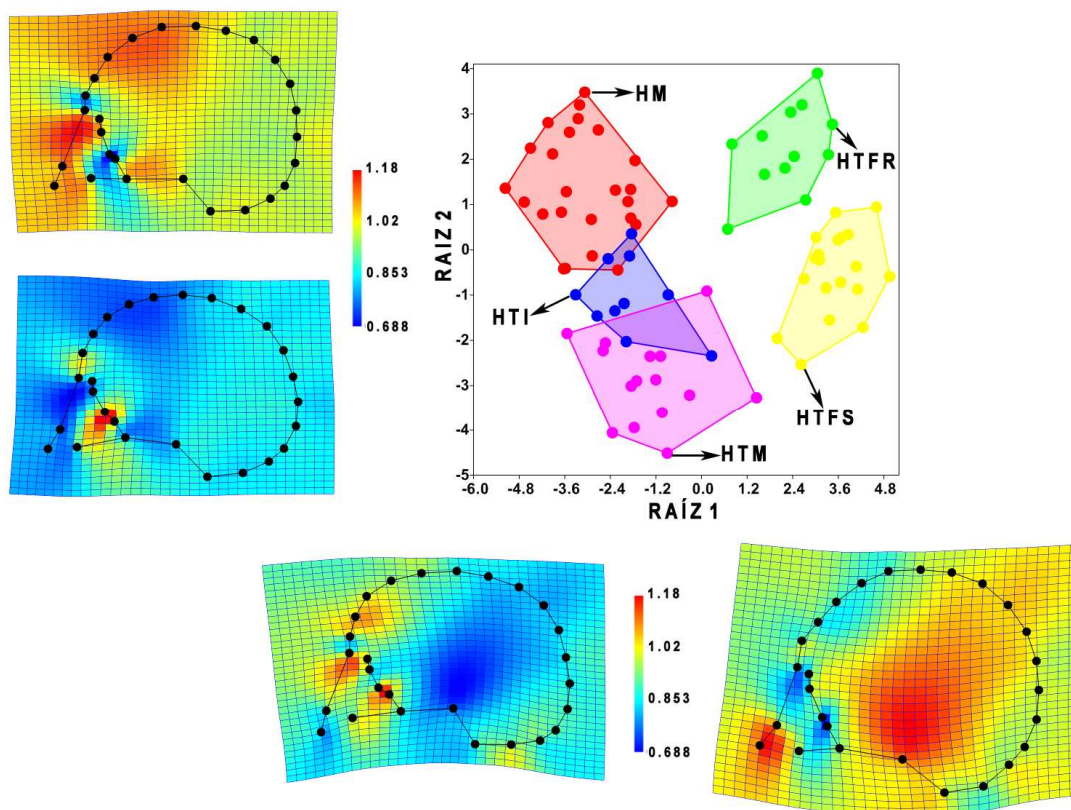


Figura 9.12. Análisis de VC (79,4% de la varianza) a partir de la configuración craneal total y el factor cronología. Los mapas de calor representan las principales diferencias craneofaciales en forma correspondientes a las dos primeras VC. Campo escalar (0-1) y el rango de colores denotan cambios mayores en los extremos de la gama (rojo – azul) y sin cambio en el centro (verde). Factor de escala negativo y positivo (10 unidades). Los códigos como en la tabla 9.1

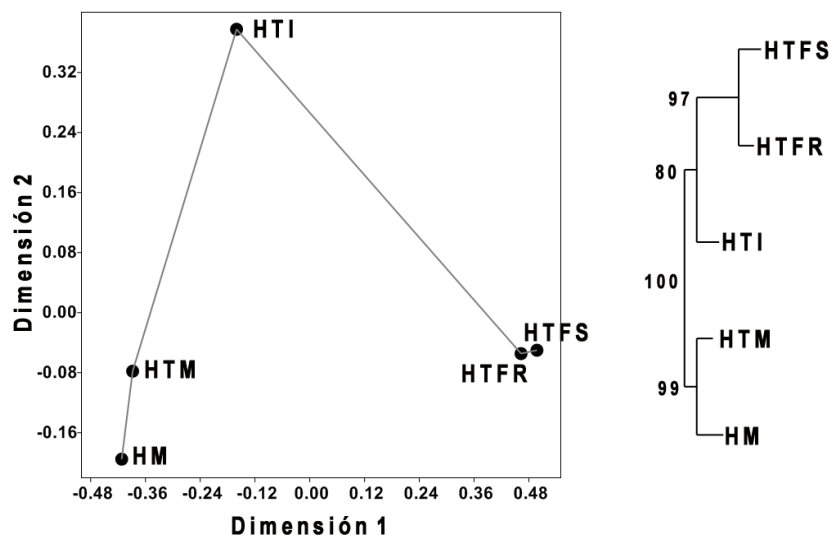


Figura 9.13. Distancias Procrustes entre grupos según la configuración craneal total y el factor cronología. A la derecha escalamiento multidimensional (muestras unidas por líneas de conectividad mínima) y a la izquierda un árbol consenso *neighbor-joining*. El soporte de la ramificación se presenta en los nodos como un porcentaje de 5000 iteraciones *bootstrap*. Códigos de las muestras como en la tabla 9.1

En cuanto al factor economía los resultados del AVC (100% de la varianza) sugieren también diferencias craneofaciales muy importantes entre grupos con distintos tipos de subsistencia. El grafico de dispersión (Figura 9.14) muestra que los grupos cazadores-recolectores y agricultores incipientes se diferencian de los agricultores especializados a lo largo de la VC1 (79,7% de la varianza) donde los primeros poseen scores positivos y los últimos scores negativos. Los cambios en forma asociados a esta distinción, representados como *wireframes*, indican que no solo los componentes faciales sino de la base y la bóveda están implicados sugiriendo una respuesta integrada del cráneo. El *wireframe* asociado a los scores positivos representa el cráneo suramericano temprano típico es decir alargado y bajo aunque en este caso con poca proyección facial. De manera interesante la mayor variación se da en la región facial, es decir en el maxilar, el cigomático/temporal - base y el proceso mastoides. Aparte el *wireframe* asociado a los scores negativos representa en patrón común en los grupos tardíos con un cráneo alto, corto, bóveda globular y rasgos asociados a la robusticidad como prominencia del proceso mastoides y los arcos superciliares. El nivel de diferenciación es más notorio en la región facial aunque el frontal y el occipital también parecen estar asociados o al menos también varían entre los grupos económicos. La VC2 (20,3% de la varianza) diferencia a la muestra con economía mixta (CR/AI) de los grupos cazadores-recolectores y agricultores especializados y muestra una distinción menos marcada en términos de la forma craneofacial siendo los cambios más relevantes la proyección facial, de la órbita y el cigomático en la muestra CR/AI y retracción en esos mismos componente en las muestras CR y AE. Cambios menos importantes se dan en los arcos superciliares, el frontal/occipital y el proceso mastoides. La matriz de distancias Procrustes (Tabla 9.11) muestra que los CR son estadísticamente distintos de los grupos CR/AI y AE, mientras que los CR/AI son bastante diferentes de los AE, es decir en términos de los tipos de subsistencia los tres grupos son muy diferentes a nivel craneofacial. Un análisis MDS y un árbol NJ (Figura 9.15) muestran gráficamente las diferencias donde cada grupo es muy distante del otro aunque los grupos CR y CR/AI son relativamente más similares. Este análisis sugiere que la subsistencia es otra fuente de diversidad que debe ser incluida en la discusión de la divergencia morfológica craneofacial ocurrida en el Norte de los Andes a nivel espacial y temporal.

Tabla 9.11. Matriz de distancias Procrustes entre grupos de subsistencia del Norte de los Andes. Por debajo de la diagonal valor de distancia y por encima valor p permutacional (10000) permutaciones.

AVC factor economía VC1 79.7% y VC2 20.3% de la varianza			
Grupo	CR	CR/AI	AE
CR	0	<i>0.0364</i>	<i>0.0001</i>
CR/AI	0.0230	0	<i>0.0064</i>
AE	0.0349	0.276	0

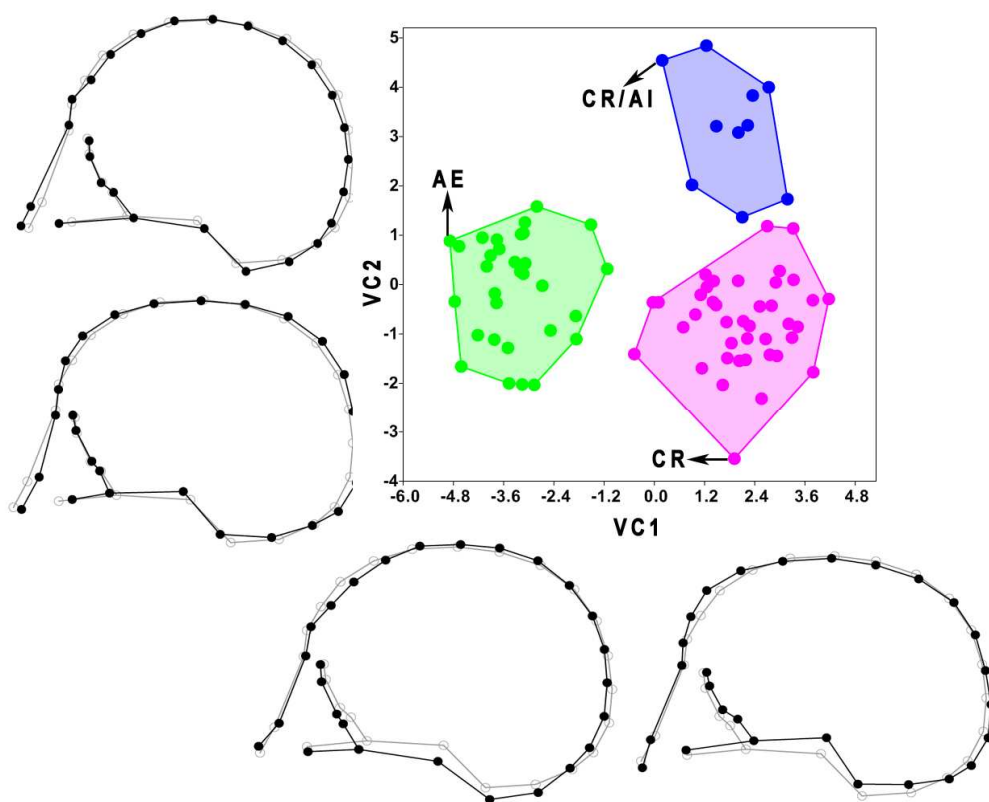


Figura 9.14. Análisis de VC (100% de la varianza) a partir de la configuración craneal total y el factor economía. En los extremos positivos y negativos de cada VC se muestran *wireframes* representando la variación craneofacial entre las muestras investigadas. Los *landmarks* en gris representan la configuración del espécimen promedio (forma consenso) y los *landmarks* en negro representan un extremo aproximado de la variación de acuerdo con cada CP y con el factor de escala positivo o negativo (10 unidades). Los códigos de los grupos se corresponden con los de la tabla 9.1.

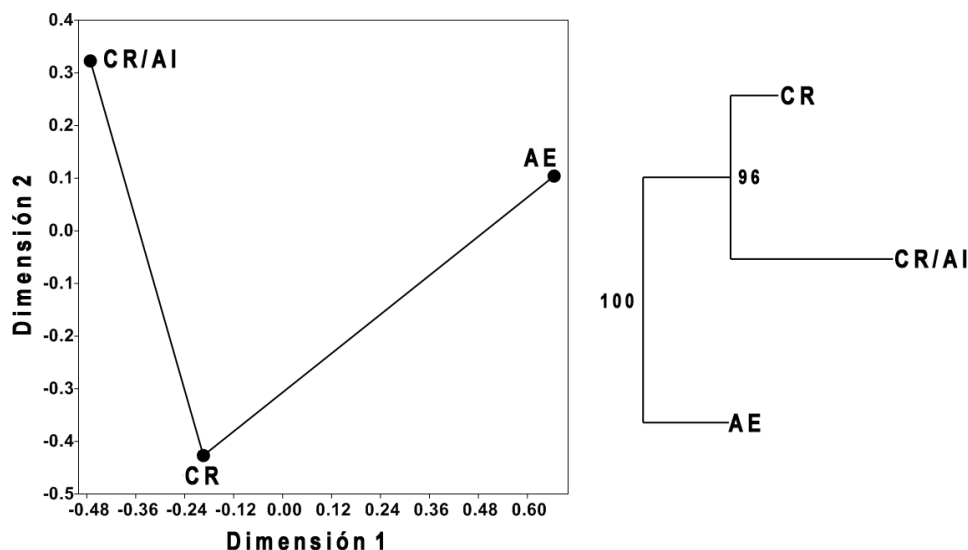


Figura 9.15. Representación gráfica de la matriz D^2 según la configuración craneal total y el factor economía. A la derecha un escalamiento multidimensional (muestras unidas por líneas de conectividad mínima) y a la izquierda un árbol consenso *neighbor-joining*. El soporte de la ramificación se presenta en los nodos como un porcentaje de 5000 iteraciones *bootstrap*. Códigos de las muestras como en la tabla 9.1.

El análisis del cráneo como unidad es importante porque permite estudiar los cambios morfológicos ocurridos a nivel espacial y temporal en el Norte de los Andes en un contexto anatómico integral, es decir estudiando el cráneo como una única estructura. No obstante dado que el cráneo humano presenta diferentes módulos y de hecho varía a nivel modular puede ser útil partir dicha variación y analizar en forma relativamente aislada los diferentes módulos para dar cuenta de cambios específicos a nivel de forma. Teniendo en cuenta esto a continuación se presentan análisis descriptivos y exploratorios de dos configuraciones que representan dos módulos facial (frontal) y neurocráneo (lateral) con el fin de abordar cambios en relación con las tres fuentes de diversidad analizadas en el presente estudio morfogeométrico a saber dimorfismo sexual, tiempo y modo de subsistencia que pueden clarificar un poco el papel de cada uno de estos factores en la divergencia morfológica ocurrida en el Norte de los Andes. Las diferencias en cuanto al sexo se presentaron en las tablas 9.3 y 9.5 y la figura 9.4 tanto para el tamaño (logaritmo del tamaño centroidal) como para la forma (ver arriba). El ANOVA Procrustes mostró que la configuración facial no presenta diferencias estadísticas en tamaño y forma entre hombres y mujeres. El patrón contrario lo presentó el neurocráneo el cual mostró diferencias importantes entre ambos sexos tanto para el tamaño como para la forma. Una prueba univariada de los valores medios y la varianza mostró que solo el neurocráneo presentó diferencias significativas entre sexos en términos de forma y no hubo diferencias en las varianzas (Tabla, 9.5). Los gráficos de cajas muestras valores medios similares en las configuraciones respecto al tamaño aunque el dimorfismo sexual es mucho más marcado en la configuración neurocráneo (Figura, 9.4). A nivel multivariado las diferencias relacionadas con el dimorfismo sexual se presentan en la figura 9.16 donde el gráfico de dispersión de un ACP diferencia claramente a los individuos masculinos de los femeninos en la configuración neurocráneo (9.16A 48% de la varianza en los CP1-2), mientras que dicha diferenciación es más difusa en la configuración facial (9.16B 28,7% de la varianza total). Estos resultados indican que el nivel de diferenciación en el Norte de los Andes aun cuando se parte la diversidad en módulos se relaciona con las diferencias morfológicas entre ambos sexos a nivel del tamaño y forma.

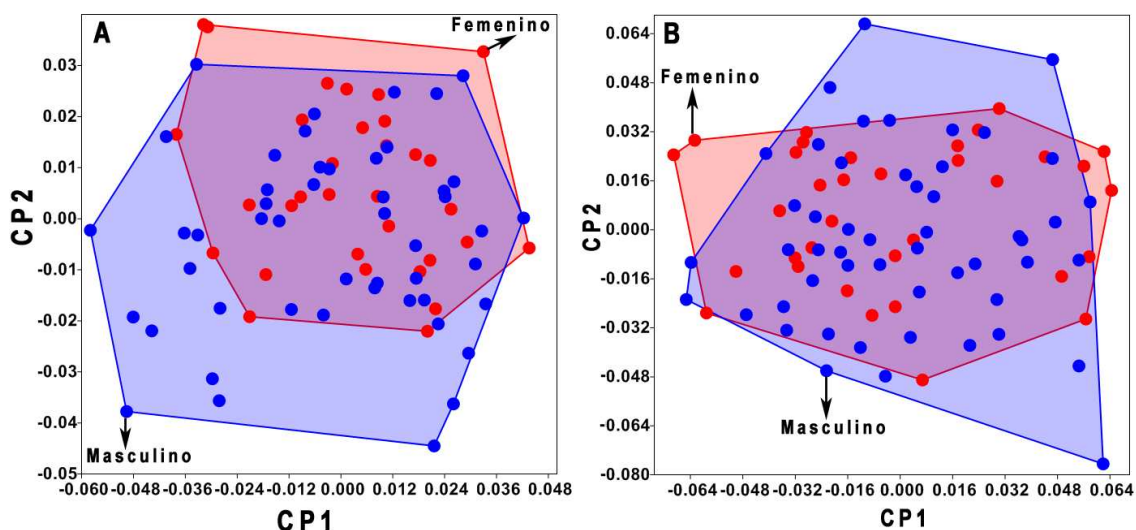


Figura 9.16. Gráficos de dispersión de un ACP entre individuos masculinos y femeninos según la configuración neurocráneo (A 48% de la varianza en los CP1-2) y la configuración facial (B 28.7% en los CP1-2).

Aparte en las figuras 9.17-9.21 y tablas 9.12-9.13 se presentan los resultados del ACP y de las pruebas t y F donde se explora la variación en términos de forma y tamaño (logaritmo del tamaño centroide) para las configuraciones facial y neurocráneo en relación con el tiempo y la economía. Desde el punto de vista de la diferenciación temporal la figura 9.17 muestra que la configuración facial permite discriminar efectivamente entre los grupos cronológicos aquí definidos donde los grupos pre-3500 años ^{14}C AP ocupan el lado izquierdo del gráfico con scores negativos y los post-2500 años ^{14}C AP los positivos a lo largo del CP1 (16,4% de la varianza). Un individuo temprano se ubica en el lado de los individuos tardíos indicando así afinidad cercana no obstante dicho individuo posee un fechado directo de 7235 ± 60 años AP por lo que su relación es poco clara. Los cambios en forma asociados a esta diferenciación sugieren que los grupos tardíos poseen en general caras anchas y bajas, orbitas grandes y narices relativamente anchas. De acuerdo con el campo escalar de los mapas de calor los componentes faciales de mayor variación son el cigomático y las orbitas con los valores más altos y el maxilar, parte de la nariz y el frontal. Los mapas de calor asociados a los grupos tempranos muestran caras angostas y altas con orbitas pequeñas así como narices altas y angostas donde la mayor variación se concentra en el maxilar, la nariz, el punto nasion y el frontal el patrón contrario en el campo escalar se encuentra en el cigomático. Aparte el CP2 (12,2% de la varianza) indica un patrón menos claro en términos de la diferenciación entre los grupos cronológicos y parece distinguir levemente entre los grupos tardíos con scores positivos altos, aunque también se incluyen varios individuos del Holoceno temprano, medio y tardío inicial, de los grupos tempranos con scores negativos medios y bajos. Los cambios en forma sugieren que los grupos con scores positivos poseen un maxilar achatado y ancho, un cigomático alargado así como una nariz relativamente ancha y orbitas. El patrón contrario caracteriza la variación de los

individuos con scores negativos con una cara alta y delgada, nariz delgada con un cigomático muy achatado y un maxilar alto. Este análisis revela cambios morfológicos muy importantes entre los grupos cronológicos en el modulo facial con algunos componentes de mayor variación como el maxilar y el cigomático así como en las orbitas y en menor medida en la nariz y el frontal. Aún más interesantes son los resultados del ACP de acuerdo con el modo de subsistencia donde el grafico de dispersión (Figura 9.18) diferencia notablemente entre agricultores especializados con scores positivos en el CP1 y cazadores-recolectores y agricultores incipientes con scores negativos. La poca diferenciación entre cazadores recolectores y agricultores incipientes sugiere similitud morfológica que puede ser explicada tanto por una afinidad biológica cercana como por sistemas económicos similares. Los *wireframes* en el CP1 muestran que los grupos tardíos poseen cara, orbitas y narices anchas y cortas con un cigomático muy ancho y un maxilar achatado. Aparte los grupos tempranos poseen una cara y nariz angosta y alta así como unas orbitas y una frontal alto y una distancia interorbital corta. El cigomático es alargado y angosto mientras que el maxilar alto y menos ancho que el de los tardíos. Por otro lado el CP2 también diferencia de alguna manera entre grupos tempranos y tardíos donde los últimos poseen en su mayoría scores altos y positivos mientras que los primeros poseen scores mayoritariamente negativos. Según los *wireframes* existe una tendencia de cambios morfológicos muy similar a la vista en el PC1 aunque hay algunas diferencias importantes como las orbitas más pequeñas en los cazadores-recolectores y agricultores incipientes que en los agricultores especializados, la altura facial mucho mayor en los primeros y la cara y nariz más ancha en los últimos. Un prueba univariada t y F para evaluar las diferencias en tamaño entre los diferentes grupos cronológicos y de subsistencia según la configuración facial (Tabla 9.12; Figura 9.19AB) no arrojó diferencias significativas para ninguna de las comparaciones tanto para la media como para la varianza. Aún así es importante mencionar que existe un decrecimiento lineal del tamaño facial desde el Holoceno temprano al tardío inicial y un incremento notable, a pesar de la falta de significación estadística, durante el Holoceno tardío final. Lo mismo sucede con el tamaño facial de acuerdo con los cambios en economía con valores altos en los CR, medios en las CR/AI y considerablemente mayores en AE. A nivel general existen marcadas diferencias en la forma y tamaño del modulo facial entre grupos con cronología y modos de subsistencia diferente (i.r CR/AE) en la región de estudio.

Por otro lado la variación en forma a nivel del neurocráneo la figura 9.20 también indica diferencias morfológicas a lo largo del Holoceno. De manera interesante la configuración neurocráneo también discrimina entre los diferentes grupos cronológicos analizados empleando dos CPs (48,1% de la variación) aunque se nota una superposición mayor que en la configuración craneal total y facial indicando de alguna forma menor poder discriminatorio. A nivel general se conserva la distinción entre grupos tardíos y tempranos donde los últimos

presentan scores positivos y los primeros scores negativos en el CP1. La muestra HTI posee esta vez un gran porcentaje de individuos cuya forma es más similar a los grupos tardíos y al menos tres individuos con cronología tardía se ubican en el lado del gráfico correspondiente a los tempranos al mismo tiempo que se evidencia un mayor similitud (*i.e.* superposición) entre los grupos del Holoceno temprano y medio. Los cambios en forma expresados como *wireframes* en el CP1 sugieren que los grupos tempranos poseen un neurocráneo alargado y bajo con un proceso mastoides relativamente pequeño y en general con forma elíptica cuyas regiones de mayor variación son el frontal/parietal y parte del cigomático/proceso mastoides y en menor medida el occipital. Aparte los grupos tardíos presentan un neurocráneo globular, alto, angosto y de gran tamaño donde las regiones más variables son el frontal, el occipital y el proceso mastoides. El CP2 muestra un patrón similar de diferenciación cronológica aunque obviamente menos clara donde los individuos pertenecientes a los grupos del Holoceno temprano y medio con scores positivos se distinguen de los del Holoceno tardío tanto inicial como final con scores negativos. Los *wireframes* muestran que los individuos con scores positivos conservan el neurocráneo alargado aunque mucho más achatado esta vez con presencia de prominencias superciliares, con un proceso mastoides y un occipital pequeño así como un parietal menos globular. Los individuos con scores negativos por otro lado exhiben un neurocráneo de tipo globular, muy alto y angosto, con un proceso mastoides de gran tamaño cuyos puntos que describen la base del cigomático forman un ángulo casi recto así como un frontal achatado y en menor medida un parietal más globular.

El nivel de variación en la forma del neurocráneo también puede relacionarse con diferencias fenotípicas producidas por el uso de sistemas de subsistencia distintos. Esto se ve reflejado en el ACP empleando la variable de agrupamiento economía (Figura 9.21) donde se aprecian cambios muy importantes en el morfoespacio multivariado a lo largo el CP1 entre grupos con una economía basada en la caza y recolección y otros con un sistema de subsistencia basado en la producción intensiva de alimentos. Los grupos con economía mixta no poseen un patrón claro de diferenciación y son similares a nivel de forma a los dos extremos de variación económica. De acuerdo con los mapas de calor superpuestos sobre la grilla TPS los individuos CR y parte de los CR/AI se caracterizan por poseer un neurocráneo largo y bajo donde las regiones de mayor variación en el campo escalar son por un lado el parietal y el occipital y por el otro la región nasofrontal y la sutura occipitotemporal. Cambios menos relevantes se notan en el frontal y el cigomático. Los individuos agricultores especializados presentan un neurocráneo muy alto, globular y achatado con los valores más altos en la región nasofrontal y la sutura occipitotemporal y los más bajos en el frontal y parietal/occipital. La forma del neurocráneo de los grupos tardíos parece estar influenciada al menos levemente por algún tipo de deformación artificial. El CP2 no posee una estructura de diferenciación clara de acuerdo con el tipo de

economía y los scores positivos tenderían a caracterizar relativamente a los individuos con economía de caza-recolección mientras que los individuos agricultores especializados estarían representados por los scores negativos. Los mapas de calor a lo largo de los extremos positivos y negativos de este componente permiten distinguir a individuos con un cráneo globular y alargado en la región occipital con prominencias superciliares y un frontal aplanado de otros con un neurocráneo alto, mucho más globular y con un proceso mastoides grande. Otra notable diferencia es la proyección del neurocráneo en los grupos tempranos y la retracción en los tardíos lo cual produjo algunas de las principales diferencias donde la base del cráneo parece jugar un papel muy importante. Estos cambios a nivel de forma están, de manera interesante, acompañados por cambios significativos en el tamaño tal y como lo muestran la figura 9.19CD y la tabla 9.13 donde el grupo del Holoceno medio posee un tamaño promedio mayor respecto a las muestras del Holoceno tardío inicial y final pero no con la muestra del Holoceno temprano. Asimismo la varianza es estadísticamente distinta entre las muestras HTI y HTFS no obstante el mayor tamaño muestral en el último seguramente produce las diferencias vistas. El tamaño del neurocráneo también fue diferente a nivel estadístico entre los grupos de subsistencia donde los cazadores-recolectores poseen un tamaño promedio mayor al de los agricultores incipientes y especializados. Así mismo la varianza difirió entre agricultores incipientes y especializados no obstante una vez más los tamaños muestrales distintos seguramente están influenciado dicho resultado. Desde un punto de vista general tanto la forma como el tamaño del neurocráneo varían a lo largo del Holoceno en el Norte de los Andes con morfologías muy distintivas en los extremos de la secuencia cronológica y económica analizada.

Tabla 9.12. Prueba t y F para los valores medios del tamaño (logaritmo del tamaño centroide) entre grupos cronológicos y de subsistencia según la configuración facial. Por debajo de la diagonal valores t y por encima valores F.

Cronología					
Grupo	HTM	HM	HTI	HTFS	HTFR
HTM	0	1.799	2.07	1.91	2.207
HM	0.271	0	1.758	1.623	1.083
HTI	0.749	0.597	0	1.064	1.870
HTFS	-0.813	1.292	-1.861	0	1.152
HTFR	0.431	-0.191	0.502	-1.565	0
Subsistencia					
Grupo	CR	CR/AI	AE		
CR	0	1.818	1.708		
CR/AI	0.695	0	1.064		
AE	-0.657	-1.358	0		

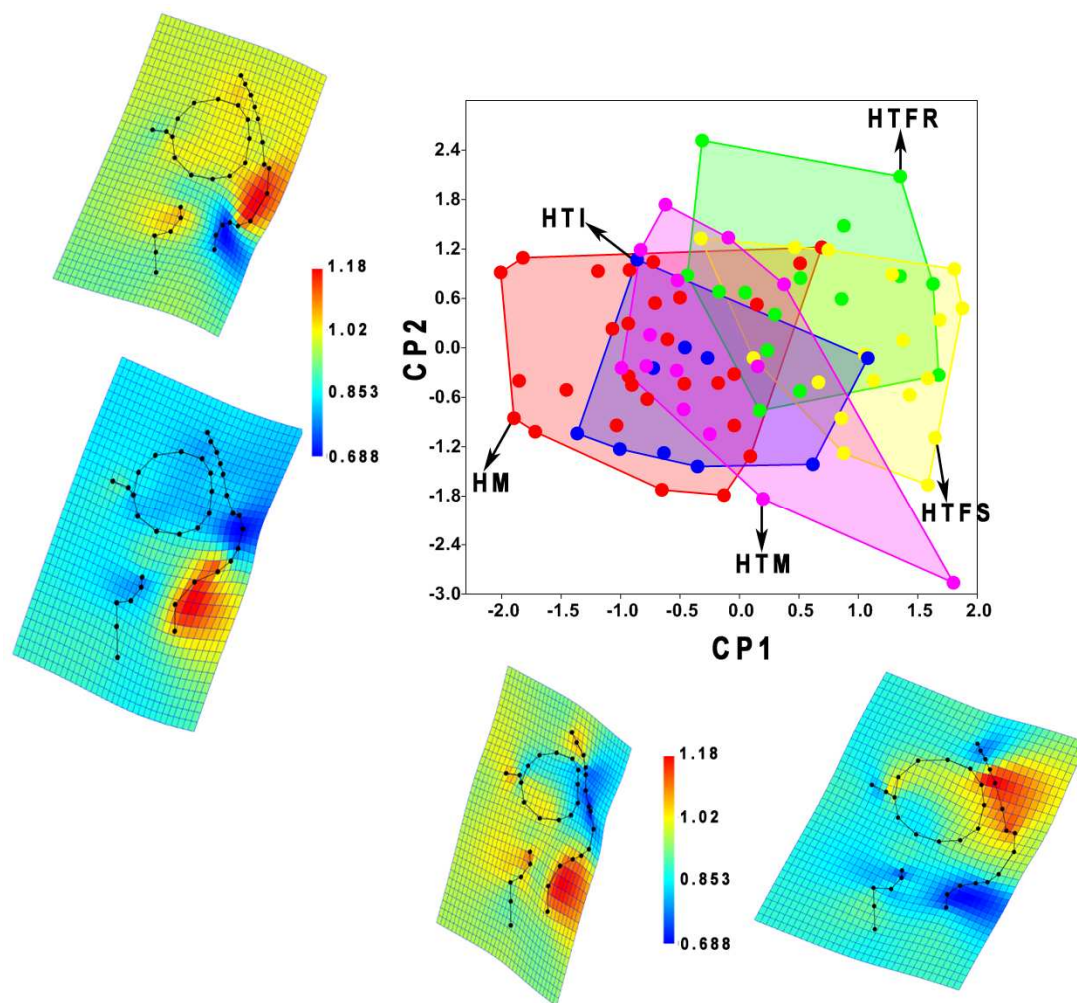


Figura 9.17. Gráfico de dispersión de los dos primeros componentes (28.6% de la varianza) entre grupos prehispánicos del Norte de los Andes a partir de coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* según la configuración facial y el factor cronología. Los mapas de calor representan las principales diferencias en forma correspondientes a los dos primeros CPs. Campo escalar (0-1) y el rango de colores denotan cambios mayores en los extremos de la gama (rojo – azul) y sin cambio en el centro (verde). Factor de escala negativo y positivo (1.0 unidades). Los códigos de los grupos se muestran en la tabla 9.1.

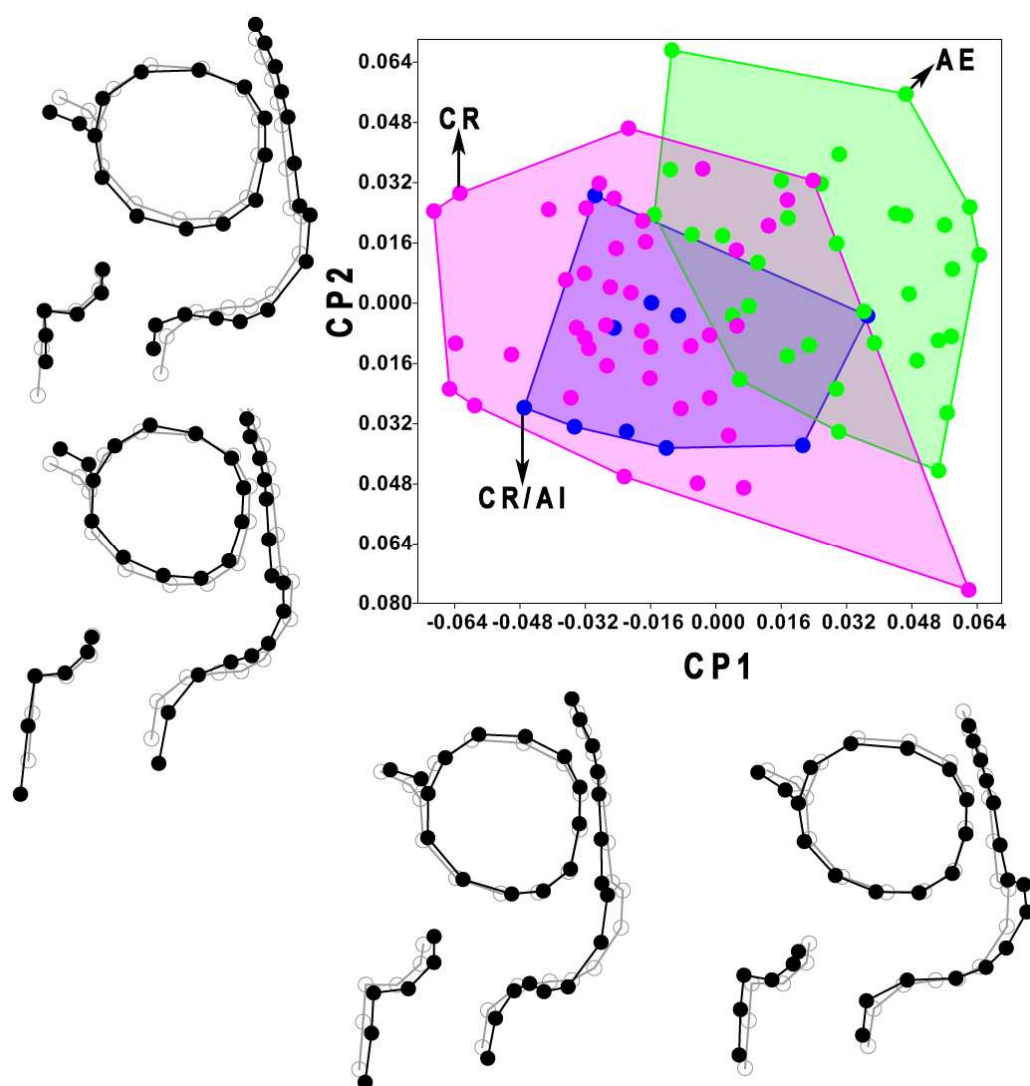


Figura 9.18. Gráfico de dispersión de los dos primeros componentes (28.6% de la varianza) entre grupos prehispánicos del Norte de los Andes a partir de coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* según la configuración facial y el factor economía. En los extremos positivos y negativos de cada CP se muestran *wireframes* representando la variación craneofacial entre las muestras investigadas. Los *landmarks* en gris representan la configuración del espécimen promedio (forma consenso) y los *landmarks* en negro representan un extremo aproximado de la variación de acuerdo con cada CP y con el factor de escala positivo o negativo (1.0 unidades). Los códigos de los grupos se corresponden con los de la tabla 9.1.

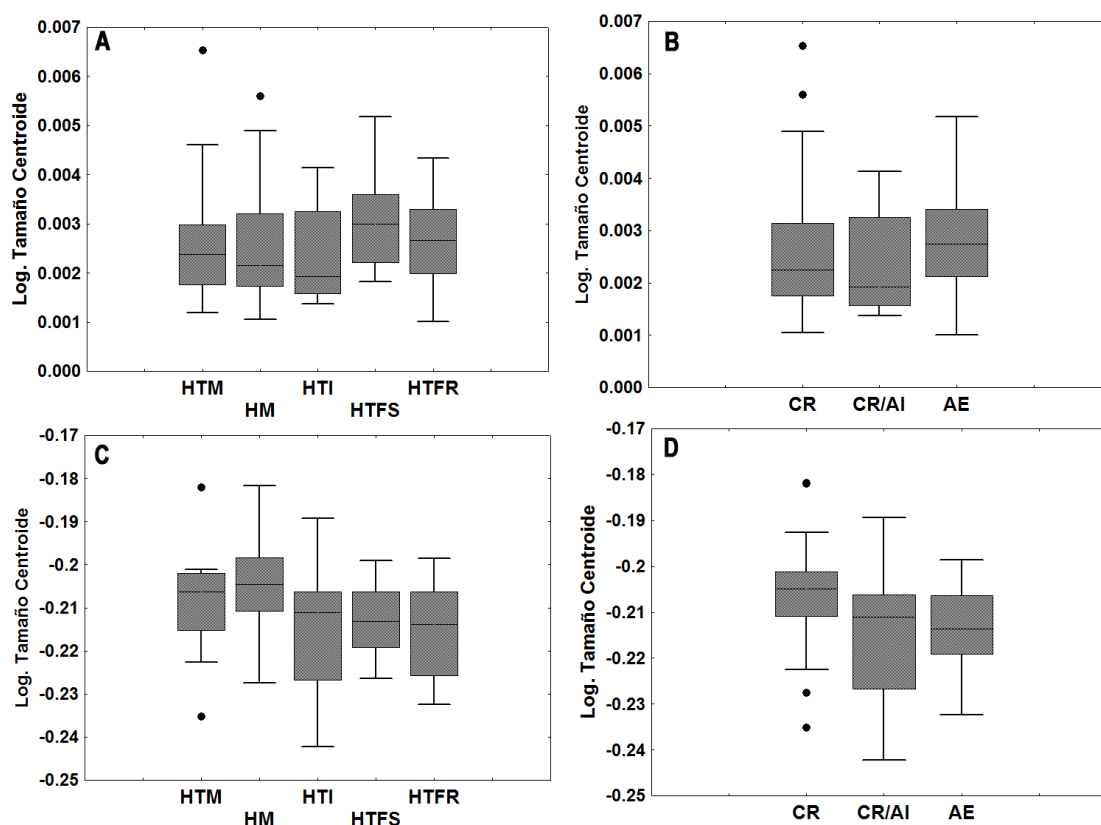


Figura 9.19. Gráficos de cajas que representan las diferencias en las medias del tamaño (logaritmo del tamaño centroide) entre grupos cronológicos y de subsistencia según la configuración facial (AB) y neurocráneo (CD). Los códigos de los grupos se muestran en la tabla 9.1. Características de los gráficos de cajas como en figura 9.4.

Tabla 9.13. Prueba t y F para los valores medios del tamaño (logaritmo del tamaño centroide) entre grupos cronológicos y de subsistencia según la configuración neurocráneo. Por debajo de la diagonal valores t y por encima valores F.

Cronología					
Grupo	HTM	HM	HTI	HTFS	HTFR
HTM	0	1.450	1.601	1.978	1.014
HM	-0.912	0	0.093	1.364	1.430
HTI	1.075	2.096*	0	3.168*	1.623
HTFS	1.299	-2.627**	0.325	0	1.951
HTFR	1.460	-2.687*	0.157	0.633	0
Subsistencia					
Grupo	CR	CR/AI	AE		
CR	0	2.007	1.173		
CR/AI	2.000*	0	2.354*		
AE	2.952***	0.121	0		

*p>0.05; **p>0.01; ***p>0.001

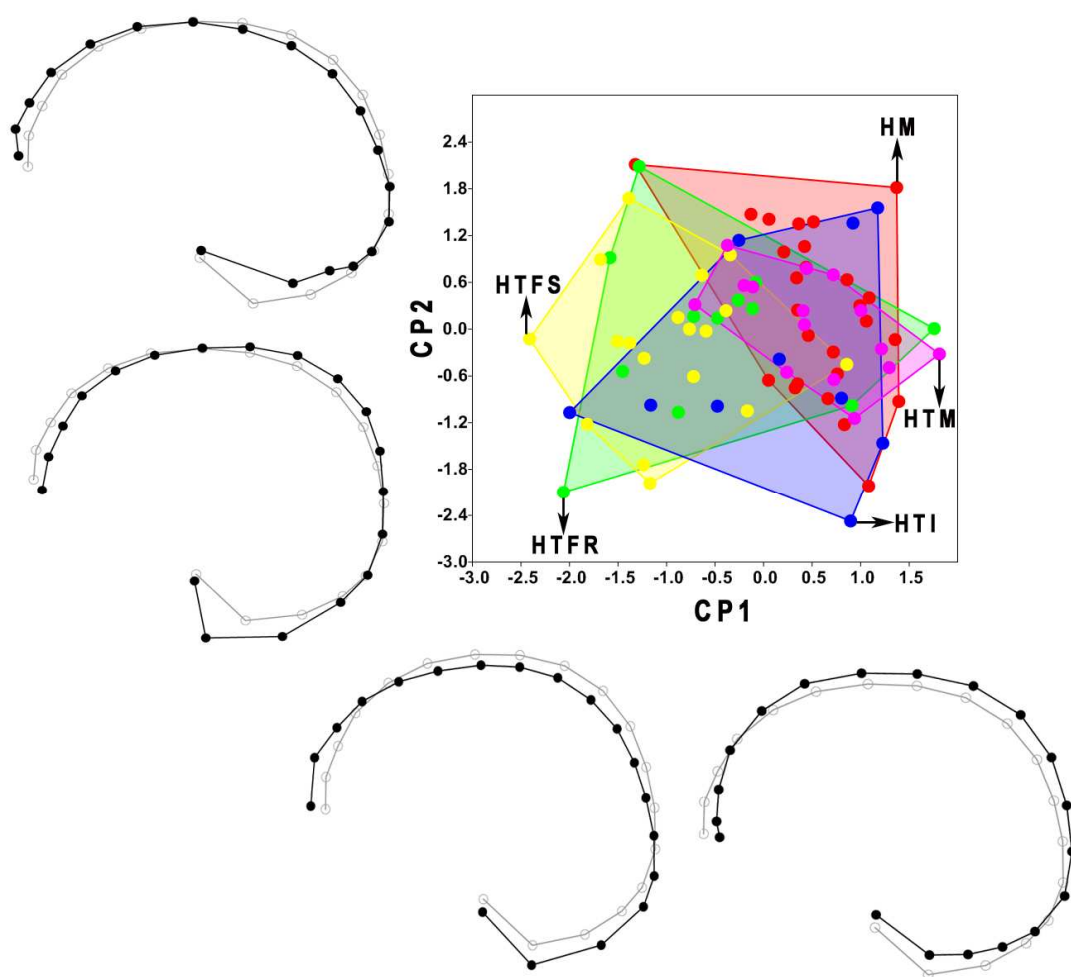


Figura 9.20. Gráfico de dispersión de los dos primeros componentes (48.1% de la varianza) entre grupos prehispánicos del Norte de los Andes a partir de coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* según la configuración neurocráneo y el factor cronología. En los extremos positivos y negativos de cada CP se muestran *wireframes* representando la variación craneofacial entre las muestras investigadas. Los *landmarks* en gris representan la configuración del espécimen promedio (forma consenso) y los *landmarks* en negro representan un extremo aproximado de la variación de acuerdo con cada CP y con el factor de escala positivo o negativo (1.0 unidades). Los códigos de los grupos se corresponden con los de la tabla 9.1.

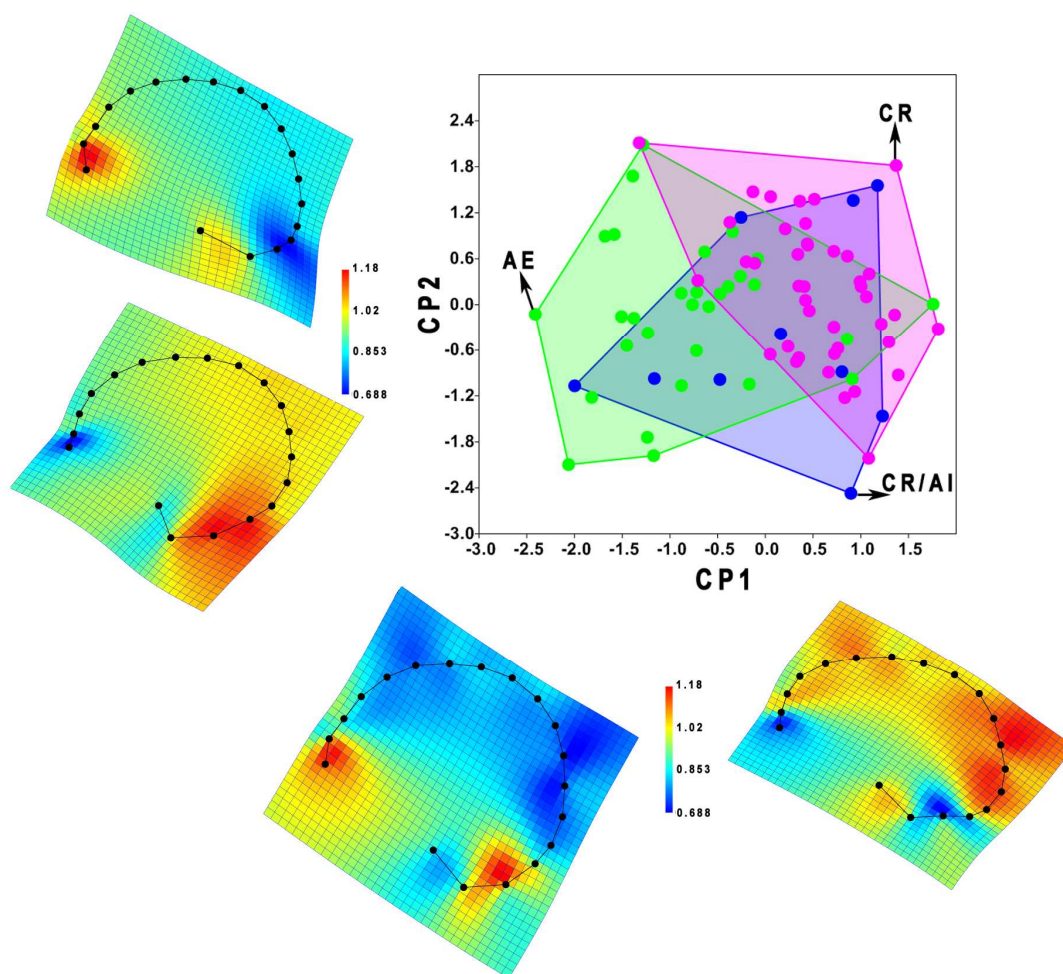


Figura 9.21. Gráfico de dispersión de los dos primeros componentes (48.1% de la varianza) entre grupos prehispánicos del Norte de los Andes a partir de coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* según la configuración neurocráneo y el factor economía. Los mapas de calor representan las principales diferencias craneofaciales en forma correspondientes a los dos primeros CPs. Campo escalar (0-1) y el rango de colores denotan cambios mayores en los extremos de la gama (rojo – azul) y sin cambio en el centro (verde). Factor de escala negativo y positivo (1.0 unidades). Los códigos de los grupos se muestran en la tabla 9.1.

IX. 3.2 Resultados de los análisis genético-poblacionales

Los resultados de las técnicas basadas en la teoría genético-poblacional se presentan en las tablas 9.14-9.17 y las figuras 9.22 y 9.23. En la tabla 9.14 se presenta la matriz de distancias biológicas mínimas no sesgadas entre las 5 muestras analizadas cuya representación gráfica (figura 9.22) indica un patrón de afinidad muy similar al obtenido con otras técnicas (AVC) donde los grupos tardíos se diferencian de los grupos tempranos a lo largo de los dos primeros autovectores (86,1% de la varianza) unidos por líneas de conectividad mínima (*minimum spanning tree*). El árbol consenso *neighbor-joining* confirma el patrón de asociación visto donde se evidencian tres diferentes *clusters* uno integrado por las muestras tardías, otro integrado por las muestras del Holoceno medio y tardío inicial y un grupo aislado representado la muestra del

Holoceno temprano. En la tabla 9.15 se presentan los valores F_{ST} mínimos a nivel regional los cuales muestran un valor alto para el total de muestras que sin embargo no es mayor al de algunas agrupaciones lo cual indica que hubo mayor diversidad a nivel intrarregional así como fluctuación de la cantidad de diversidad morfológica durante el Holoceno. Los valores F_{ST} mínimos obtenidos desde variables morfogeométricas son mayores que los exhibidos por las variables craneométricas donde se evidencia un exceso de diversidad durante el Holoceno temprano y medio y el patrón contrario durante el Holoceno tardío final, es decir poca diversidad. Esto probablemente se relacione con diferencias en el tipo de variables empleadas en los análisis. Los resultados del análisis Relethford-Blangero se presentan en la tabla 9.16. De acuerdo con el modelo varias muestras presentan significativamente más varianza observada que esperada como HTI y HTFR lo cual sugeriría mayor heterocigosidad relacionada con flujo génico externo mientras que otras muestras como HTM, HM y HTFS presentan menor varianza que la esperada lo cual indicaría pérdida de la diversidad tal vez por deriva u otro proceso aleatorio. La pérdida de variación pudo ser un fenómeno relativamente común entre los grupos del Holoceno temprano y medio debido al pequeño tamaño poblacional y efectivo no obstante llama la atención que los grupos del Holoceno tardío final de la Sabana de Bogotá (*i.e.* Muiscas) posean poca diversidad debido a que justamente presentaron un notable incremento demográfico así como contactos intensivos con otros grupos. Este último resultado coincide con los análisis a partir de variables craneométricas y puede sugerir pérdida de diversidad debido a aislamiento relacionado con aspectos culturales y/o lingüísticos. Estos resultados sugirieron que la interrelación entre flujo génico y deriva estructuro parte la diversidad craneofacial en la región durante el Holoceno donde se evidencian momentos importantes de estabilidad (Holoceno temprano) y cambio (Holoceno tardío).

Tabla 4.14. Matriz de distancias biológicas mínimas (d_{ij}^2) entre grupos cronológicos del Norte de los Andes a partir de la configuración craneal total

Grupo	HTM	HM	HTI	HTFS	HTFR
HTM	0				
HM	0.10413	0			
HTI	0.162218	0.075506	0		
HTFS	0.203498	0.319924	0.429898	0	
HTFR	0.227955	0.178848	0.346393	0.113091	0

Tabla 4.15. Valores F_{ST} mínimos calculados para grupos cronológicos del Norte de los Andes a partir de la configuración craneal total

Muestra o conjunto de muestras	F_{ST} mínimo	Error estándar
10,100-3500 años ¹⁴ C AP	0.134547	0.011592
2500-350 años ¹⁴ C AP	0.068957	0.017623
Total	0.079772	0.008138

Tabla 4.16. Resultados del análisis Relethford-Blangero para grupos cronológicos del Norte de los Andes a partir de la configuración craneal total¹

Grupo	Distancia al centroide	Varianza observada	Varianza esperada	Varianza residual
HTM	0.099684	0.804	0.913	-0.109
HM	0.097173	0.804	0.916	-0.111
HTI	0.082744	1.046	0.930	0.116
HTFS	0.087143	0.796	0.926	-0.130
HTFR	0.050772	1.087	0.963	0.124

¹ $F_{ST}=0.079772$; error estándar= 0.008138.

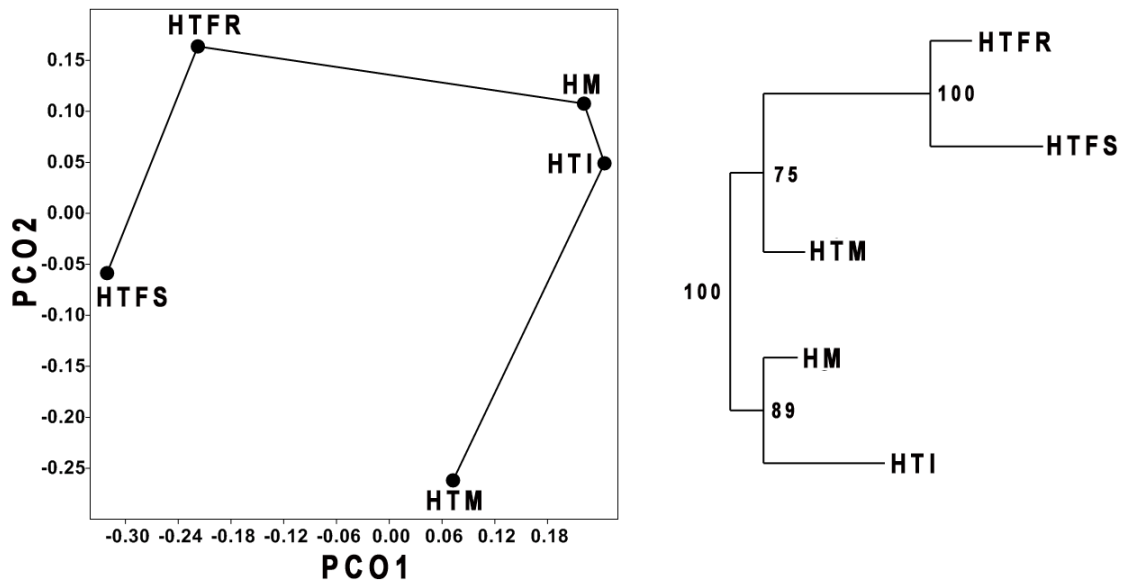


Figura 9.22. Representación gráfica de la matriz d_{ij}^2 (distancias biológicas mínimas) entre grupos cronológicos según la configuración craneal total. A la derecha análisis de coordenadas principales (86.1% de la varianza; muestras unidas por líneas de conectividad mínima) y a la izquierda un árbol consenso *neighbor-joining*. El soporte de la ramificación se presenta en los nodos como un porcentaje de 5000 iteraciones *bootstrap*. Cada eje fue escalado por la raíz cuadrada de su autovector correspondiente. Códigos de las muestras como en la tabla 9.1

Finalmente, los resultados de la prueba β se indican en la tabla 9.17 y la figura 9.23A-D. Cuando se analizó la configuración craneal total sin corrección alométrica (Figura 9.23A) la prueba arrojó un resultado significativo es decir la pendiente (β) fue significativamente menor que 1 implicando diferencias (desproporcionalidad) entre la variación dentro y entre lo cual implica rechazar la hipótesis de neutralidad. Según el modelo este resultado sugeriría que las muestras son relativamente más variables a lo largo de las dimensiones más bajas lo que sugiere acción de la selección diversificadora sobre las primeras dimensiones o bien de selección estabilizadora en los CP más bajos. Aparte cuando se estudió la configuración facial sin corrección alométrica una vez más se debe rechazar la hipótesis de deriva puesto que la pendiente (β) es significativamente menor a 1 sugiriendo así la acción de la selección natural. Finalmente, para la configuración neurocráneo (figura 9.23D) la prueba beta arrojó un resultado

no significativo. De manera interesante la inclusión o exclusión del tamaño en los análisis no modificó los resultados lo cual sugiere que el tamaño craneofacial no posee efecto en el rechazo o no de la hipótesis de neutralidad. En la figura 9.23 se evidencia el nivel de diferenciación entre las dimensiones bajas y altas para la configuración craneal y facial con y sin el efecto alométrico (Figura 9.23 AB-CD). La distribución homogénea de los componentes a lo largo de la recta de regresión en la configuración neurocráneo corregida (Figura 9.23E) y sin corregir (Figura 9.23F) concuerda con la falta de significación estadística. En todos los casos los valores altos del coeficiente R^2 indica alta proporción de la variación explicada. En su conjunto los resultados de la aplicación del modelo de Lande sobre muestras de poblaciones del Norte de los Andes atribuibles a diferentes momentos del Holoceno empleando variables morfogeométricas sugieren que en algunos casos la hipótesis nula de evolución craneofacial exclusivamente por mutación-deriva debe rechazarse cuando se analizó la configuración craneal total y facial independientemente del efecto alométrico. En otras palabras el empleo del modelo de Lande sugiere que no es posible mantener una hipótesis de microevolución exclusivamente por factores estocásticos en la región de estudio a lo largo del Holoceno sino que otros factores de tipo direccional afectaron los patrones de diversidad craneofacial.

Tabla 9.17. Resultados de la diferencia entre matrices de varianza/covarianza (V/CV) a nivel intra e interpoblacional para diferentes configuraciones de *landmarks* y *semilandmarks* craneofaciales en grupos cronológicos del Norte de los Andes (n=5).

IC 97.5%						
Configuración	β	Inf	Sup	DG?	R^2 ajustado	NCPs
Variables sin corregir						
Craneal Total	0.881	0.790	0.972	No	0.899	44
Facial	0.738	0.677	0.800	No	0.898	66
Neurocráneo	0.980	0.855	1.106	Si	0.918	24
Variables corregidas						
Craneal Total	0.872	0.794	0.950	No	0.918	44
Facial	0.736	0.679	0.793	No	0.911	66
Neurocráneo	0.972	0.829	1.115	Si	0.900	24

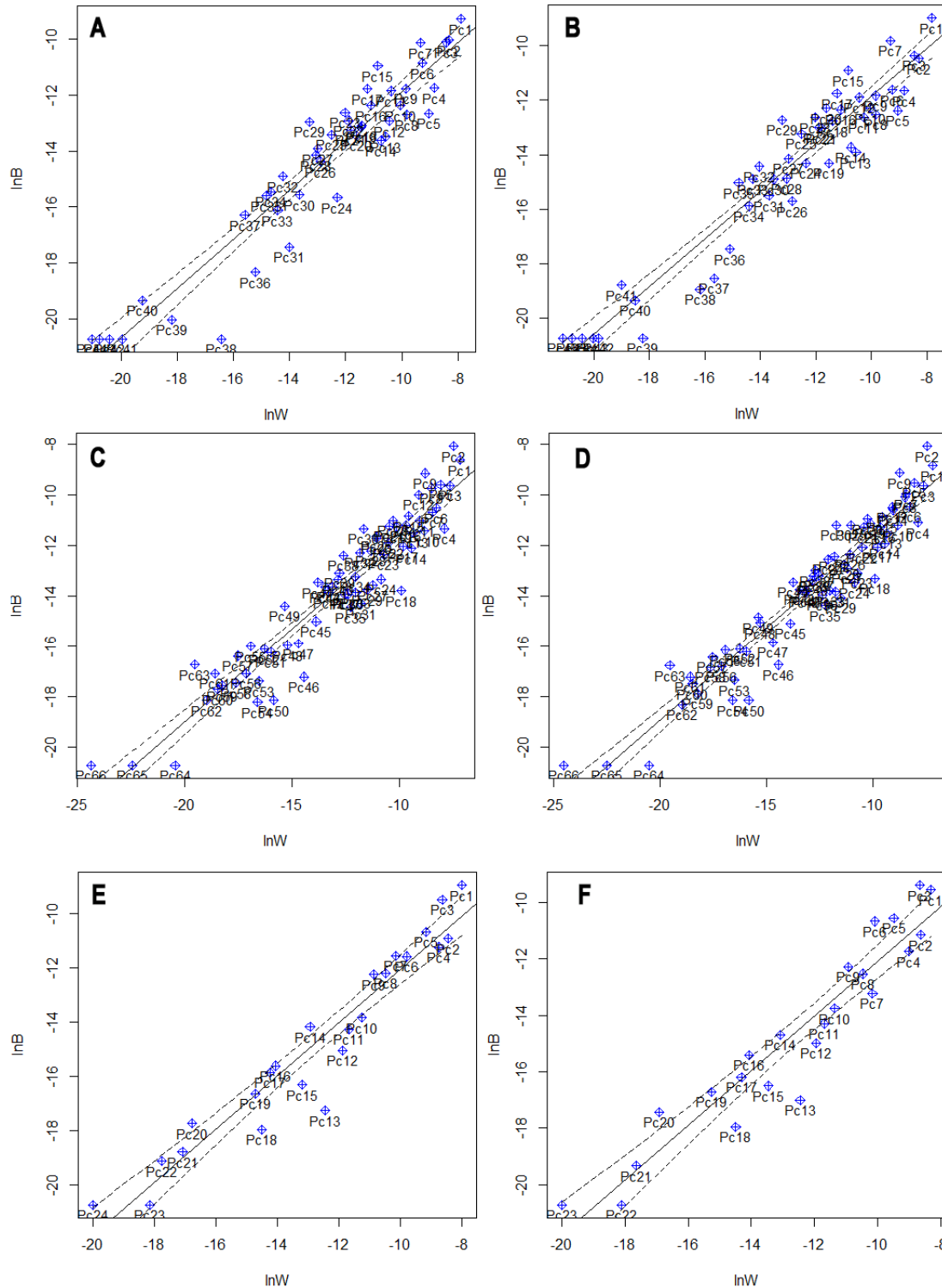


Figura 9.23. Regresión entre el logaritmo natural de la variación entre muestras (LnB) sobre el logaritmo natural de los autovalores de W o variación dentro (LnW) y los respectivos límites de los intervalos de confianza al 97,5% de la pendiente. Estos resultados hacen referencia a diferentes configuraciones craneales configuración craneal total sin corregir (A) y corregida (B); configuración facial sin corregir (C) y corregida (D) y configuración neurocráneo sin corregir (E) y corregida (F).

X. MORFOLOGÍA DENTAL: ANÁLISIS DE CARACTERES NO MÉTRICOS

X.1. Introducción

La dentición representa una importante fuente de información para evaluar los niveles de diversidad e índices de evolución así como relaciones genéticas y filogenéticas entre grupos humanos antiguos y actuales así como entre diferentes especies de homínidos (i.e. humanos y sus ancestros) y homínidos (superfamilia *Hominoidea*). Desde un punto de vista antropológico la dentición posee importantes ventajas para su estudio frente a otros tejidos y elementos anatómicos entre ellas: 1) poseen el tejido más duro producido por el cuerpo humano el esmalte dental¹ por lo que se preserva muy bien y es con frecuencia el único material disponible en contextos paleoantropológicos y osteoarqueológicos; 2) debido a su estabilidad evolutiva la morfología dental permite evaluar relaciones evolutivas entre grupos así como la microevolución, historia y estructura poblacional con resultados muy similares a los obtenidos con variantes moleculares y bioquímicas (Turner y Scott, 2007); 3) permiten hacer comparaciones diacrónicas directas entre muestras esqueléticas e individuos vivos; 4) los dientes al completar su desarrollo en momentos tempranos de la ontogenia presentan relativamente poca influencia ambiental; 5) El tamaño y forma de los dientes, proporciona un confiable reflejo del genotipo, a su vez que las modificaciones producidas por función y enfermedad son fácilmente identificables; 6) las variables sexo y edad pueden ser agrupables mientras que en otros estudios esqueléticos son grandes limitantes; 7) otros restos humanos están en continua modificación, inicialmente por el crecimiento durante la niñez y adolescencia y remodelándose continuamente en respuesta a función y enfermedad en la vida adulta, mientras que los dientes no se ven muy influenciados por estos factores (Hanihara, 1991). De acuerdo con esto la morfología dental es especialmente útil para realizar inferencias evolutivas dado que presenta variación debido a causas genéticas, ambientales y culturales (Biggerstaf, 1979; Gómez-Robles y Polly, 2012; Rizk *et al.*, 2013).

Una amplia cantidad de investigaciones antropológicas han explotado la información arrojada por el fenotipo dental tanto en su dimensión continua como discontinua en diferentes contextos espaciales y temporales. Los estudios de la variación dental discontinua sugieren que dichos rasgos permiten evaluar diferenciación a distintos niveles taxonómicos (especie, género, familia, etc) y poblacionales (intra e interpoblacional). Así mismo algunos estudios, derivados de

¹ El esmalte está compuesto en un 95% de sustancias inorgánicas (calcio y fósforo en forma de hidroxiapatita), y solamente el 1% de sustancia orgánica, ca y 4% de agua (Radlanski, 1998). Estas son las propiedades que hacen del esmalte dental y de la dentición en general uno de los materiales mejor preservados en diferentes contextos tafonómicos.

análisis fenotípicos básicamente en familias y gemelos han indicado que el desarrollo de la morfología dental está estrictamente regulado por genes (Scott y Turner, 1997). No obstante en la actualidad no existe un consenso sobre cuál es el modo exacto de herencia de este tipo de rasgos (simple o complejo) y al parecer no todos fijan un mismo modelo (Hughes y Townsend, 2012; Hubbard *et al.*, 2015; Delgado *et al.*, en prensa). Solo unos pocos estudios han tratado de proporcionar valores de heredabilidad para este tipo de rasgos los cuales sugieren valores medianos-altos (Scott y Turner, 1997; Hughes y Townsend, 2012). Hasta la fecha una amplia cantidad de variantes de la corona y de la raíz han sido estandarizadas y empleadas sistemáticamente en estudios antropológicos encaminados a indagar sobre la historia y estructura poblacional de una gran cantidad de grupos ampliamente dispersos en un sentido espacial y temporal (Hanihara, 2008). En humanos modernos dichos rasgos poseen una importante estructuración a nivel geográfico que se relaciona con su patrón de evolución y expansión fuera de África. Al igual que otros marcadores biológicos (i.e. moleculares) los rasgos dentales exhiben un patrón espacial que refleja la historia demográfica de expansión global donde los rasgos más ancestrales se encuentran en África sub-sahariana y los más derivados en América (Hanihara, 1992; Irish, 1997; Scott y Turner, 1997). Esta correspondencia entre morfología y geografía ha permitido a los investigadores caracterizar la diversidad dental a nivel espacial donde los grupos que habitan diferentes regiones presentan frecuencias diferenciales de rasgos que han sido denominados al interior de la jerga antropológica como “complejos dentales”. Entre los complejos más importantes están: el complejo dental Subsahariano, Nofricano, Euroasiático occidental, Surasiático, Oceánico y Norasiático/Americano (subdivisiones sinodontes/sundadontes) (Turner, 1990; Hanihara, 1992; Irish, 1997; Scott *et al.*, 2013). Si bien cada uno de estos complejos presenta frecuencia y magnitud variable de una amplia serie de rasgos de manera interesante también existen variantes específicas, es decir algunos grupos regionales poseen rasgos cuya frecuencia (alta o baja) y presencia se limita a dichas regiones, algo similar a lo ocurrido con los alelos privados a nivel molecular (Delgado *et al.*, 2010). Un aspecto relevante de mencionar sobre la evidencia dental es que ha sido empleada sistemáticamente en el estudio de la diversidad biológica Amerindia, incluyendo el poblamiento inicial del continente, por lo que se posee una muestra comparativa sin precedentes para analizar las fuentes de diversidad, escenarios de poblamiento y microevolución a diferentes escalas espaciales (Turner, 1990; Scott y Turner, 1997).

De acuerdo con lo mencionado arriba puede decirse que la dentición puede ser empleada de manera confiable para el estudio de la microevolución humana. En este contexto en la presente investigación también se emplearon rasgos de la dentición de variación discontinua para evaluar los patrones de diversidad a nivel espacial y temporal en el Norte de los Andes y en el subcontinente sudamericano. Así su estudio proporciona información complementaria para

evaluar las diferentes hipótesis previamente mencionadas. En otras palabras la dentición permite evaluar desde otro tipo de evidencia los hallazgos realizados con la morfología craneofacial usando una forma distinta de variación es decir a nivel discontinuo. Por razones prácticas los análisis intra e interregionales se presentan en este mismo capítulo el cual se divide en análisis regionales y continentales (i.e. Sudamérica).

X.2. Materiales y Métodos

Para las variables dentales discontinuas a nivel regional se emplearon 433 individuos adultos de ambos sexos pertenecientes a 18 muestras ampliamente dispersas en un sentido espacial (ver Tabla 6.1; Figura 6.1). Aproximadamente las mismas muestras estudiadas en el capítulo VII fueron incluidas aquí a excepción de las muestras Herrera, Chitarrero y Panche las cuales presentaron diferentes sesgos que impidieron su análisis entre ellos: tamaño muestral pequeño, individuos en mal estado de conservación y/o con fuerte abrasión dentaria y patologías. Igualmente una muestra de la Cordillera Central, específicamente del Valle del río Porce fue incluida la cual cuenta con pocos individuos (n=9) pero 5 de ellos poseen cronologías que van desde *ca.* 3500 a 7000 años ^{14}C AP y representan una oportunidad única para evaluar los patrones de diversidad en el Holoceno temprano/medio en diferentes regiones de Colombia. Un total de 52 rasgos y 103 variaciones (i.e. el total de variantes registradas incluyendo un mismo rasgo en diferentes tipos de dientes) en la dentición permanente fueron registrados usando el Sistema de Antropología Dental de la Universidad Estatal de Arizona (ASUDAS) (Turner *et al.*, 1991; Scott y Turner, 1997) empleando placas estandarizadas en 3D desarrolladas por AA Dahlberg, CG Turner, R Scott y C Nichol para facilitar el registro y minimizar el error de observación. Este método fue empleado aquí dado que es el más difundido permitiendo así la comparación directa entre gran cantidad de muestras (Turner, 1986, 1990; Powel, 1995; Scott y Turner, 1997; Sutter, 2005; Delgado *et al.*, 2010). La descripción detallada de los rasgos incluyendo, definiciones, dicotomías, etc están disponibles en Turner *et al* (1991) y Scott y Turner (1997) y no se repetirán aquí. En las tablas 10.1 y 10.2 se presenta una lista de los rasgos ASUDAS empleados en los análisis y su metodología de registro.

Aparte para los análisis continentales se emplearon 44 muestras y 11 rasgos de la corona y la raíz siguiendo el mismo sistema ASUDAS. Se analizaron varios grupos tempranos entre ellos 8 muestras de Norteamérica ubicadas cronológicamente entre el Holoceno temprano y medio (Powell, 1995); una muestra agrupada de diferentes individuos de Norte y Sudamérica de lo que Turner (1992) denominó Paleoindios; tres muestras de Chile ubicadas entre el 3000 y 5000 AP (Sutter, 2005); una agrupación de individuos del Cono Sur analizados por el autor (Arroyo Seco, 2; Pali-Aike; Chocorí; Fontezuelas; Mata Mole; Orejas de Burro, Cañadon Leona; Cerro

Sota; Orejas de Burro) y las 4 muestras pre-3000 del Norte de los Andes. Aparte otras muestras incluidas tardías fueron incluidas y provienen de colecciones alojadas en el Museo de la Plata procedentes de Perú, Chile, Bolivia y Argentina. En la tabla 6.3 se presenta un resumen de las muestras analizadas, su cronología, tamaño y referencia mientras que su ubicación geográfica se muestra en la figura 6.13.

Tabla 10.1. Rasgos dentales maxilares a usar en este estudio

Número	Diente	Rasgo	Código	Dicotomía
1	I1S	Forma en pala	SS	3-6/0-6
2	I2S	Forma en pala	SS	3-7/0-7
3	I1S	Doble pala	DS	2-6/0-6
4	I2S	Doble pala	DS	2-6/0-6
5	I2S	Incisivo en forma de clavija	PS	2/0-2
6	I2S	Incisivos rotados	WI	1/1-4
7	I2S	Convexidad labial	LC	2-4/0-4
8	I1S	Diastema de la línea media	MLD	+ = ≥ 0.5 mm
9	I1S	Surco de interrupción	IG	+/0, +
10	I2S	Surco de interrupción	IG	+/0, +
11	I1S	Tubérculo dental	DT	2-6/0-6
12	I2S	Tubérculo dental	DT	2-6/0-6
13	CS	Tubérculo dental	DT	2-6/0-6
14	CS	Cresta mesial del canino	BC	1-3/0-3
15	CS	Cresta distal accesoria	DAR	2-5/05
16	P3S	Numero de cúspides	UPCN	1/0-1
17	P4S	Numero de cúspides	UPCN	1/0-1
18	P3S	Cresta distosagital	DR	1/0-1
19	P3S	Odontome	OD	1/0-1
20	P3S	Numero de raíces	UPRN	1/1-2
21	P4S	Numero de raíces	UPRN	1/1-2
22	P3-4S	Cúspides accesorias	ASC	1/0-1
23	P3-4S	Tubérculo marginal accesorio	MAT	1/0-1
24	M1S	Metacono	ME	2-5/0-5
25	M2S	Metacono	ME	2-5/0-5
26	M3S	Metacono	ME	2-5/0-5
27	M2S	3 cúspides	M2-3C	Hipocono 0-1
28	M1S	Hipocono	HIP	2-5/0-5
29	M2S	Hipocono	HIP	2-5/0-5
30	M3S	Hipocono	HIP	2-5/0-5
31	M1S	Cúspide 5 (metaconulo)	C5	1-5/0-5
32	M2S	Cúspide 5 (metaconulo)	C5	1-5/0-5
33	M3S	Cúspide 5 (metaconulo)	C5	1-5/0-5
34	M1S	Tubérculo de Carabelli	TC	5-7/0-7
35	M2S	Tubérculo de Carabelli	TC	5-7/0-7
36	M3S	Tubérculo de Carabelli	TC	5-7/0-7
37	M1S	Parastilo	PT	1-5/0-5
38	M2S	Parastilo	PT	1-5/0-5
39	M3S	Parastilo	PT	1-5/0-5
40	M1S	Extensiones del esmalte	EEX	2-3/0-3
41	M2S	Extensiones del esmalte	EEX	2-3/0-3
42	M3S	Extensiones del esmalte	EEX	2-3/0-3
43	M1S	Numero de raíces	UMRN	3/1-3
44	M2S	Numero de raíces	UMRN	3/1-3
45	M3S	Numero de raíces	UMRN	3/1-3
46	M3S	Clavija, reducido o ausente	PRC	PRC

Tabla 10.2. Rasgos dentales mandibulares a usar en este estudio

Número	Diente	Rasgo	Código	Dicotomía
1	I1I	Forma en pala	SS	3-6/0-6
2	I2I	Forma en pala	SS	3-6/0-6
3	I1I	Doble pala	DS	2-6/0-6
4	I2I	Doble pala	DS	2-6/0-6
5	I1I	Ausencia congénita	CA	1/0-1
6	CI	Cresta distal accesoria	DAR	2-5/05
7	CI	Numero de raíces	CRN	1-2
8	P3I	Variación de la cúspide lingual	LCV	2-9/0-9
9	P4I	Variación de la cúspide lingual	LCV	2-9/0-9
10	P3-4I	Odontome	OD	1/0-1
11	P3I	Raíz de Tomes	TR	3-5/0-5
12	M1I	Fóvea anterior	AF	2-4/0-4
13	M2I	Fóvea anterior	AF	2-4/0-4
14	M3I	Fóvea anterior	AF	2-4/0-4
15	M1I	Patrón de surcos	GP	Y/Y,X,+
16	M2I	Patrón de surcos	GP	Y/Y,X,+
17	M3I	Patrón de surcos	GP	Y/Y,X,+
18	M1I	Numero de cúspides	LMCN	6/4-6
19	M2I	Numero de cúspides	LMCN	4/4-6
20	M3I	Numero de cúspides	LMCN	4/4-6
21	M1I	Hipoconúlido o cúspide 5	C5	1-5/0-5
22	M2I	Hipoconúlido o cúspide 5	C5	1-5/0-5
23	M3I	Hipoconúlido o cúspide 5	C5	1-5/0-5
24	M1I	Entoconúlido o cúspide 6	C6	1-5/0-5
25	M2I	Entoconúlido o cúspide 6	C6	1-5/0-5
26	M3I	Entoconúlido o cúspide 6	C6	1-5/0-5
27	M1I	Metaconúlido o cúspide 7	C7	1-6/0-6
28	M2I	Metaconúlido o cúspide 7	C7	1-6/0-6
29	M3I	Metaconúlido o cúspide 7	C7	1-6/0-6
30	M1I	Pliegue acodado	DW	2-3/03
31	M2I	Pliegue acodado	DW	2-3/03
32	M3I	Pliegue acodado	DW	2-3/03
33	M1I	Cresta distal del trigónido	DTC	1/0-1
34	M2I	Cresta distal del trigónido	DTC	1/0-1
35	M3I	Cresta distal del trigónido	DTC	1/0-1
36	M1I	Protostílido	PRST	1-7/0-7
37	M2I	Protostílido	PRST	1-7/0-7
38	M3I	Protostílido	PRST	1-7/0-7
39	M1I	Numero de raíces	LMRN	3/0-3
40	M2I	Numero de raíces	LMRN	1/0-3
41	M3I	Numero de raíces	LMRN	1-03
42	M3I	Clavija, reducido o ausente	PRC	PRC

X.2.1 Depuración y análisis preliminares

Los rasgos dentales no-métricos presentan expresión bilateral aunque rara vez es simétrica y existen diferentes procedimientos para registrar rasgos bilaterales que posee implicaciones directas en la estimación de las biodistancias. En el presente caso se empleó el método de conteo individual (Scott, 1980) para derivar frecuencias dentales el cual asume que la asimetría es al azar con respecto al lado y que un individuo posee un solo genotipo para un rasgo específico y por lo tanto debe ser clasificado en una única categoría fenotípica. También se

asume que cuando la expresión asimétrica es evidente el antímero que muestra el mayor grado de expresión es considerado el mejor reflejo del genotipo subyacente y (Delgado *et al.*, 2010). Adicionalmente, el proceso de dicotomización (el umbral de escala presente/ausente) también es importante de tener en cuenta dado que afecta las observaciones e implica la reducción de la escala de variación fenotípica. No obstante dicho procedimiento posee una doble justificación en un sentido estadístico reduce la cantidad de ceros en las tablas de contingencia y permite calcular diferentes tipos de biodistancia (v.g D^2 de Mahalanobis para rasgos discontinuos y Medida Media de la Divergencia o MMD). Todas las dicotomías usadas en el presente estudio siguen la cuidadosa metodología diseñada por CG Turner II para el estándar ASUDAS y asegura la comparación entre muestras (Turner *et al.*, 1991). Diferentes rasgos se eliminaron debido a procesos relacionados con factores ambientales como desgaste, patologías o deterioro por ejemplo rasgos relacionados con variación en el tamaño de las cúspides de los molares se ven usualmente muy afectados por desgaste en grupos cazadores-recolectores y por caries en grupos agricultores esto implica que hayan muchas celdas vacías en las tablas de contingencia. En el caso de alta incidencia de valores perdidos los rasgos se eliminaron. En otros casos algunos rasgos poseen muy poca variación intragrupal lo cual tiene implicaciones directas en el cálculo de biodistancias. En la presente investigación se empleó un procedimiento multivariado derivado del cálculo de la distancia MMD cuya fórmula tal y como usada aquí (se escribió un script en el programa R Development Core Team, 2014 siguiendo la transformación Ascombe o Freeman-Tukey ver sección análisis estadísticos) permite calcular la varianza inter-muestral por rasgo permitiendo identificar aquellos que exhibieron poca o nula varianza para posteriormente ser eliminados.

Una de las mayores fuentes de variación en rasgos no-métricos es el error intra e interobservador lo cual está también relacionado, entre otras cosas, con la experiencia del investigador. Varios procedimientos se siguieron para minimizarlo. Inicialmente las mismas definiciones de los rasgos fueron tomadas en cuenta durante el proceso de registro de los datos lo cual implicó que siempre se usó el mismo procedimiento minimizando así cualquier variación relacionada con definiciones variables de un mismo rasgo. Posteriormente se emplearon placas tridimensionales de los rasgos para facilitar su registro y gradación, es decir dado que la mayor fuente de error está dada en la asignación de grados de expresión a un rasgo (y no tanto cuando se registra como presente/ausente) el uso de las placas permite minimizar considerablemente dicho error. Por último se seleccionó una muestra control de 15 individuos del sitio Muisca tardío Marin y se registraron 15 rasgos dos veces y se evaluó la diferencia en ambas sesiones siguiendo a Nichol y Turner (1986:301) calculando el índice de diferencia del grado medio promediado o AMGD por su sigla en inglés (*Average Mean Grade Difference index*) el cual representa la diferencia absoluta en el grado promediado entre sesiones de medición. Otra

importante fuente de error en el análisis de la variación dental no-métrica es el nivel de dimorfismo sexual y la correlación entre rasgos que produce información redundante en el cálculo de biodistancias lo que generalmente infla la varianza muestral. En el presente estudio no se evaluó la correlación entre rasgos por dos razones la primera es que la maxila y la mandíbula incluyendo los dientes son estructuras altamente integradas por lo que la correlación entre rasgos no es un fenómeno inesperado (Hlusko y Mahaney, 2009; Gómez-Robles y Polly, 2012) y la segunda es que la correlación afecta únicamente a ciertos tipos de distancia no-euclidiana como la MMD y dado que en el estudio también que se empleó la distancia D^2 de Mahalanobis para rasgos dicotómicos la cual de hecho se basa en una matriz de correlaciones tetracóricas el patrón de afinidades poblacionales no se ve afectado. Una “medida” relativa de ausencia del sesgo correlación entre rasgos es la correspondencia entre las distancias MMD y D^2 que a pesar de basarse en suposiciones estadísticas diferentes deberían, a nivel general, proporcionar afinidades poblacionales similares. En cuanto al dimorfismo sexual los rasgos discretos usualmente no exhiben diferencias marcadas entre hombres y mujeres a excepción de ciertos rasgos ubicados en el canino como la cresta distal accesoria y la cresta mesial. Para evaluar las diferencias entre sexos se usó una prueba de chi-cuadrado (1 g.l; $p < 0.05$) en aquellas muestras cuyo tamaño permitiera evaluar de manera confiable a nivel estadístico las diferencias.

X.2.2. Análisis multivariados

Diferentes tipos de métodos multivariados fueron empleados en los análisis de la morfología dental que incluyen estimación de medidas de disimilitud, técnicas para su visualización, métodos exploratorios, técnicas para poner a prueba un conjunto de hipótesis de poblamiento/microevolución y mapas de diferenciación espacial. No todos los análisis fueron empleados en los dos enfoques espaciales abordados a saber regional y continental ya que para el último existen muchas restricciones debido a que se emplearon muestras analizadas por otros autores muy dispersas a nivel espacial y temporal y con criterios de agrupación diferentes a los seguidos aquí siguiendo una base cronológica robusta. Para los análisis de afinidad poblacional se emplearon dos métodos de biodistancias que al no ser necesariamente análogos resultan útiles para evaluar el nivel de asociación entre muestras de manera independiente (Irish, 2006; Sutter y Verano, 2007; Nikita *et al.*, 2012). Inicialmente se empleo la distancia Medida Media de la Divergencia (MMD) la cual es la técnica más difundida para evaluar afinidad poblacional desde rasgos de variación discontinua. Para el lector interesado en detalles de esta media de distancia se aconseja remitirse a Harris y Sjøvold (2004); Irish (2010) y Nikita (2015). Para el análisis de biodistancias empleando la distancia MMD se escribió un script en el programa libre R versión 3.1.1 (R Development Core Team, 2014) usando las ecuaciones 1 y 2 de Irish (2010: 380-381) como siguen

$$\text{MMD} = \frac{\sum_{i=1}^r (\theta_{1i} - \theta_{2i})^2 - (1/n_{1i} + 1/2) + 1/(n_{2i} + 1/2))}{r}$$

$$\text{var (MMD)} = \frac{2 \sum_{i=1}^r (1/n_{1i} + 1/2) + 1/(n_{2i} + 1/2))^2}{r}$$

donde r = numero de rasgos, θ = transformación angular, k = conteo de observaciones positivas para el rasgo i , n = número de individuos para el rasgo i . El script permite elegir entre la transformación Anscombe o Freeman – Tukey en el presente caso se usó la ultima transformación angular para corregir por frecuencias bajas (0,05) o altas (0,95) y muestras de tamaño pequeño $n \leq 10$ como las usadas en el presente caso. El script usa la prueba de significación estadística propuesta por Sjøvold (1977), si la $\text{MMD} > 2 \times s$ [i.e. $\sqrt{\text{Var}(\text{MMD})}$] la hipótesis nula de $P_1 = P_2$ se rechaza al nivel de 0,03. Al calcular la varianza (ecuación 2) el script arroja la proporción de varianza intermuestral explicada por cada rasgo lo cual permite eliminar del análisis aquellos rasgos que presenten poca o nula varianza. No se calculó la estandarización de la matriz MMD ya que se basa en suposiciones que rara vez se cumplen (ver discusión en Harris y Sjøvold, 2004).

Aparte se empleó una distancia derivada de la distancia D^2 generalizada de Mahalanobis extendida a rasgos discretos incorporando una matriz de correlaciones tetracóricas sugerida por Konigsberg (1990:60 ecuación 11) y calculada de la siguiente manera:

$$D_{ij}^2 = (z_{ik} - z_{jk})' T^{-1} (z_{ik} - z_{jk})$$

donde z_{ik} = valor umbral (i.e. presencia) para la frecuencia del rasgo de p_{ik} para el rasgo k en la muestra i . z_{jk} = valor umbral para la frecuencia del rasgo de p_{jk} para el rasgo k en la muestra j .

' = transpuesta y T^{-1} = inversa de la matriz de correlaciones tetracóricas agrupada entre k rasgos. Siguiendo a Sutter y Verano (2007) la significación estadística de la D^2 distancia se calculó así:

$$F = \frac{N - g - r + 1}{r} \frac{n_i n_j}{(n_i + n_j)(N - g)} D_{ij}^2$$

donde N es el número total de individuos, g es el número de muestras, r es el número de rasgos, n_i y n_j es el número de individuos en las muestras i y j respectivamente. Esta variable sigue una distribución F con $r(N - g - r + 1)$ grados de libertad.

Es necesario recordar que la distancia D^2 para rasgos discontinuos no posee corrección por tamaños muestrales pequeños por lo que se agruparon algunas muestras para asegurar

robusticidad estadística. Los detalles de esta distancia se pueden consultar en Konigsberg (1990) e Irish (2010). Al igual que con la distancia anterior se escribió un script muy sencillo en R y la matriz de correlaciones tetracóricas fue calculada usando el paquete “psych” en el programa libre R versión 3.1.1 (R Development Core Team, 2014).

Al igual que en los capítulos anteriores en el presente también se emplearon análisis de correlación de matrices y matrices diseñadas para modelar escenarios de poblamiento/microevolución aunque restringidos al enfoque regional. La razón por la que no se empleó este método en los análisis continentales es que algunas muestras muy importantes para poner a prueba modelos como aislamiento por distancia o hipótesis específicas de colonización poseen agrupaciones continentales sin posibilidades de ser ubicadas en el espacio. También algunas al estar integradas por muy pocos individuos presentan limitaciones para ser investigadas mediante medidas de biodistancia. Así mismo se usaron análisis exploratorios entre ellos análisis de componentes principales y análisis de correspondencia sobre proporciones de los rasgos para evaluar desde un enfoque estadístico diferente la diversidad dental. Dado que estos métodos permiten identificar los rasgos más importantes en las agrupaciones resultan muy útiles para conocer en detalle las variables más relevantes en la microevolución dental (Scott y Turner, 1997; Irish y Guatelli-Steinberg, 2003; Delgado, 2008). Los scores obtenidos mediante los ACPs se emplearon para obtener mapas de interpolación los cuales permiten a su vez tener una idea del patrón geográfico exhibido por la morfología dental a nivel intrarregional y continental. Los mapas fueron hechos empleando las coordenadas geográficas (latitud, longitud) o variables x e y correspondientes a cada sitio/muestra y la variable z a los scores así como el método Inverse Distance Weighting (IDW) clasificados por intervalos geométricos en el programa ArcGIS 9.3. Se obtuvieron gráficos de las frecuencias de los rasgos más distintivos entre grupos tempranos y tardíos a para clarificar su diferenciación diacrónica a nivel intrarregional (*i.e.* el Norte de los Andes).

Finalmente, se empleó un método similar al de matriz-R o matriz estandarizada de varianza-covarianza (Relethford y Blangero, 1990) adaptado a la variación discontinua. Dicha adaptación fue desarrollada por Konigsberg (2006) y los detalles del método pueden ser encontrados en esa referencia y en Irish (2010) quien hace una revisión pormenorizada de las dos biodistancias más comunes (MMD y D^2) empleando rasgos discontinuos y su uso desde el enfoque *model bound*. Konigsberg (2006) notó que el método Relethford –Blangero puede ser empleado con rasgos dicotómicos si se usa la distancia D^2 o cualquier otra distancia euclidiana análoga. De manera interesante según este método los datos crudos (*i.e.* frecuencias) no son indispensables ya que a partir de la matriz D^2 se pueden obtener valores F_{ST} y la matriz-R. Siguiendo a Konigsberg (2006:279) para hallar la matriz-R se requiere calcular primero una matriz de codivergencia

usualmente escrita como C la cual mide la varianza alrededor del centroide, la fórmula de la matriz C se da como

$$C = -0.5(I - 1w')(I - 1w')',$$

donde I es una matriz identidad $g \times g$ (siendo g el número de grupos), 1 es un vector columna $g \times 1$ de unos, D^2 es la matriz de distancias cuadradas (calculada sobre t rasgos), w es un vector $g \times 1$ del tamaño relativo de la muestra (censo) y $'$ es la transpuesta. Siguiendo Relethford y Harpending (1994) los valores F_{ST} se calculan como

$$F_{ST} = \frac{w' \text{diag}\{C\}}{2t + w' \text{diag}\{C\}},$$

donde $\text{diag}\{C\}$ es un operador que ubica la diagonal de una matriz dentro de un vector columna. Si hay posibilidades que el tamaño relativo, w , sea desconocido cuando se usan muestras arqueológicas, entonces $w=1$ (Relethford y Harpending, 1994). En ese caso una simple formula F_{ST} se puede usar tal y como se usa aquí modificada de la versión propuesta por Schilaci y Froehlich (2001) así

$$F_{ST} = \frac{C_o}{2t + C_o}$$

La matriz- R está dada por

$$R = C(1 - F_{ST})/2t,$$

Es importante tener en cuenta que el método sugerido por Konigsberg (2006) no es análogo completamente al método de Relethford y Blangero (1990) y por lo tanto valores F_{ST} obtenidos desde rasgos continuos y discontinuos no son comparables directamente. Algunos autores han sugerido otros enfoques para la obtención de valores F_{ST} empleando rasgos dicotómicos por ejemplo distancias genéticas efectivas desde rasgos dentales y craneales discretos (Tyrrel y Chamberlain, 1998), no obstante el enfoque usado por estos autores no es adecuado ya que el método está diseñado para marcadores genéticos diploides no para rasgos umbral. Así mismo se han usado matrices derivadas de análisis de componentes principales empleando porcentajes de rasgos craneales discretos como variables crudas en el programa RMET, no obstante el programa mencionado no está diseñado para rasgos dicotómicos y por lo tanto los valores F_{ST} derivados no corresponden a dicha variación.

X.3. Resultados y discusión

X.3.1 Enfoque regional

El análisis del error intraobservador mostró que el índice AMGD produjo valores cuyo rango va de 0 a 0.35 con una media de 0.3802 d.e=0.2047 para los 52 rasgos. Estos valores son substancialmente más bajos que los hallados por Nichol y Turner (1986) y dado que el índice de error fue de hasta ca. 3% se concluyó que a nivel general hay una buena correspondencia entre ambas sesiones lo cual refleja la consistencia del autor en el registro de este tipo de rasgos. En cuanto al dimorfismo sexual solo los rasgos número de cúspides M2I ($p= 0,0147$) y cresta distal del trigónido M3I ($p= 0,0493$) en la muestra Muisca Marin; el número de raíces M3S ($p= 0,0503$) en la muestra Muisca Portalegre y el tubérculo de Carabelli M3S ($p= 0,0484$) en la muestra Muisca Soacha produjeron diferencias significativas. El tercer molar tanto superior como inferior presentó la mayoría de diferencias significativas lo que se relaciona posiblemente con su alta diversidad. Ningún otro rasgo en las otras muestras analizadas mostró diferencias significativas entre ambos sexos. Los cuatro rasgos mencionados fueron eliminados de la matriz de frecuencias dentales. Adicionalmente se eliminaron otra serie de rasgos que presentaron muy baja frecuencia entre ellos ausencia congénita I2S, incisivos en forma de clavija I2S, diastema de la línea media I1S, número de raíces P3-4S, ausencia congénita P4S, premolares con tres cúspides P3-4S, ausencia congénita I1I, numero de raíces del CI, premolar alargado P3-4I, raíz de Tomes P4I, ausencia congénita P3I, fóvea anterior M2-3I, cúspide 7 M2I, pliegue acodado del metaconídeo M2-3I y número de raíces M3I. Del total de rasgos que se conservaron después de este primer filtro se escogieron 31 que poseen alta variación entre las muestras y tamaños muestrales adecuados para los análisis estadísticos. Igualmente dichos rasgos se escogieron tomando en cuenta el diente polar de cada serie que según la teoría de campos morfogenéticos (Buttler, 1939) es el más estable asegurando así menos influencia ambiental sobre la variación dental. Posteriormente se corrió un análisis preliminar MMD con los 31 rasgos y se eliminaron los que presentaran varianza intramuestral nula o baja (0.0 y 10) y se seleccionaron sobre esta base multivariada 17 rasgos que presentaron varianza media y alta (11-73) los cuales se presentan en la tabla 10.3 junto con sus valores de varianza explicada. Si bien este es un numero bajo de rasgos lo cual va en contra de una de las suposiciones del feneticismo que sugiere que a mayor número de rasgos más confiable es la afinidad establecida lo cierto es que muchos rasgos son redundantes y discriminan poco entre grupos por lo cual un procedimiento más conservador es precisamente eliminarlos de los análisis. Los 17 rasgos que se conservaron fueron entonces analizados empleado los métodos multivariados mencionados.

En la tabla 10.4 A se presenta la matriz MMD entre las 18 muestras regionales analizadas y sus respectivos valores de significación ($p \leq 0.03$) cuya representación gráfica se presenta en la figura 10.1A empleando un análisis de coordenadas principales y un árbol consenso *neighbor-joining*. Desde el punto de vista de la significación estadística de manera interesante las afinidades reflejan mayor similitud entre grupos que lo visto con la evidencia craneofacial. No obstante esto está en total concordancia con la literatura dental y se relaciona con la estabilidad evolutiva de la morfología dental. Respecto al patrón de afinidades reflejado por la diversidad dental no-métrica se evidencia una importante estructuración de la diversidad a nivel temporal, espacial y lingüístico. En un sentido temporal los grupos tempranos se diferencian de los tardíos notablemente y la inclusión de una muestra temprana de la Cordillera Central sugiere diferencias relativas, en términos de la morfología dental, entre grupos tempranos de diferentes regiones del Norte de los Andes aunque el árbol *neighbor-joining* indique una afinidad más cercana entre ambas muestras pre-5000 AP. Este resultado también indica que la muestra Porce posee notables diferencias con el resto de grupos tardíos de toda la región. Al igual que la variación craneofacial los rasgos dentales no-métricos sugieren una diferenciación en términos espaciales en este caso vista a través de *clusters* subregionales. El *cluster* 1 Sur Occidente de Colombia está integrado por muestras del Valle del Cauca y Nariño, el *cluster* 2 Muisca está integrado por grupos Muiscas de la Sabana de Bogotá, el *cluster* 3 está compuesto por grupos tempranos tanto de la Sabana de Bogotá y de la Cordillera Central y el *cluster* 4 está integrado por grupos Karib hablantes del Valle del Magdalena y de la Costa Norte de Colombia y un grupo Chibcha hablante de la cordillera Oriental Guane. No obstante este no es un hallazgo inesperado ya que existe cierta afinidad entre grupos Karib y Chibcha hablantes (ver capítulo VII) y según análisis de linajes maternos (mtDNA) la costa norte de Colombia ha estado ocupada por grupos Chibcha-hablantes desde momentos tempranos (Melton *et al.*, 2007). El Valle del Cauca es un grupo bastante heterogéneo con fuerte similitud fenotípica y lingüística interna, esta vez se separada de Nariño con lengua Pasto y Quillacinga. En general la evidencia dental tiende a corroborar los hallazgos obtenidos con la evidencia craneofacial tanto a nivel craneométrico como morfogeométrico.

En términos estrictamente estadísticos el patrón de afinidades entre grupos se ve condicionado por la cantidad de grupos incluidos en la comparación. En el presente caso hay razones para creer que la notable diferenciación de los grupos tempranos respecto a los tardíos afecta el nivel de similitud/diferenciación entre los tempranos. Así en la tabla 10.4B y la figura 10.1B se presentan los resultados del análisis de biodistancias entre las cuatro muestras tempranas de la región. Si bien las diferencias entre ambas Cordilleras (Central vs Oriental) no son estadísticamente significativas los valores bordean el nivel de significación ($p \leq 0.03$) lo cual refleja diferencias importantes. Esto tiene varias implicaciones para la presente investigación ya

que el análisis de la diversidad craneofacial sugiere alta similitud entre las muestras pre-3500 AP. No obstante todas provienen de la misma región lo que no permitiría apreciar su diferenciación respecto a otras muestras de otras regiones de igual o mayor antigüedad. Por lo tanto existen posibilidades de que la variación biológica de las muestras tempranas de la Sabana de Bogotá no sea representativa de la diversidad de todas las muestras tempranas de la región. Por lo tanto estos resultados indican que si bien la interpretación de la poca diversidad y homogeneidad biológica entre los grupos más antiguos de la región es correcta es posible que la inclusión futura de muestras más tempranas (pre 3500 AP) cambie el escenario aquí visualizado. La representación gráfica de la matriz MMD (Figura 10.1B) indica que las muestras del Holoceno temprano/medio y tardío respectivamente se diferencian de la del Holoceno medio y Porce. Esta asociación tiene sentido si tomamos en cuenta un estudio anterior (Delgado, 2012a) donde se aprecia claramente una discontinuidad poblacional en la Sabana de Bogotá hacia el Holoceno medio inferida desde la morfología craneofacial en un contexto cronológico y paleoambiental cuyo origen de la población ingresante fue establecida en el Valle del Magdalena pero que de acuerdo con este resultado podría estar en la Cordillera Central.

Tabla. 10.3 Varianza intramuestral de los 17 rasgos seleccionados para los análisis

Rasgo	Varianza
SSI1S	-18.63549
TDCS	30.19365
CDACS	-17.85954
TMAP3S	11.60016
MetM1S	-21.884
HipM1S	-14.45365
C5M1S	-18.24767
CarM1S	32.74542
ExEM1S	17.13724
NRM1S	-19.18058
NRM2S	-18.93728
SSI1I	72.99496
DSI1I	46.36553
PSM1I	-21.52521
NCM1I	20.31808
C7M1I	63.63374
PAM1I	-17.8002

Tabla 10.4A Matriz MMD entre 18 muestras del Norte de los Andes. Por debajo de la diagonal valores MMD y por encima valores p (distancias significativas en negrita $p \leq 0.03$).

Grupo	Ca	Guan	Lac	Nar	Porce	HTM	HM	HTI	Mar	Soa	Bog	Port	Cor	Est	Cer	Guac	Stb	Mal
Ca	0.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.25	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Guan	-0.20	0.00	1.00	0.85	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.49	1.00	0.41	1.00	1.00	1.00	0.80	1.00	1.00
Lac	-0.13	-0.18	0.00	1.00	0.57	0.53	0.13	0.07	1.00	0.69	1.00	1.00	0.54	1.00	1.00	0.70	1.00	1.00
Nar	-0.07	0.02	-0.06	0.00	0.17	0.02	0.00	0.00	0.71	0.01	0.70	0.07	0.27	0.75	0.28	0.11	0.88	1.00
Porce	-0.15	-0.02	0.06	0.14	0.00	0.17	0.04	0.04	0.09	0.00	0.01	0.00	0.11	0.22	1.00	0.25	0.31	0.60
HTM	-0.05	-0.11	0.07	0.21	0.19	0.00	1.00	1.00	0.26	0.03	0.01	0.00	0.44	0.10	1.00	0.10	1.00	1.00
HM	0.00	-0.04	0.18	0.33	0.29	-0.17	0.00	1.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.70	0.08	1.00	0.02	1.00	1.00
HTI	-0.02	-0.09	0.16	0.37	0.26	-0.21	-0.18	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.26	0.03	1.00	0.01	1.00	1.00
Mar	-0.07	-0.06	-0.07	0.02	0.16	0.09	0.26	0.17	0.00	1.00	1.00	0.14	0.38	1.00	0.39	0.21	0.89	1.00
Soa	-0.02	0.06	0.02	0.10	0.26	0.17	0.39	0.28	-0.01	0.00	1.00	0.45	0.00	0.52	0.13	0.33	0.35	0.15
Bog	-0.06	-0.04	-0.07	0.02	0.22	0.22	0.38	0.28	-0.03	-0.01	0.00	1.00	0.01	1.00	0.18	0.35	0.65	0.51
Port	0.13	0.08	0.00	0.08	0.42	0.32	0.52	0.42	0.05	0.02	-0.02	0.00	0.00	0.10	0.03	0.03	0.04	0.01
Cor	-0.11	-0.02	0.04	0.06	0.16	0.07	0.04	0.09	0.04	0.14	0.12	0.26	0.00	1.00	1.00	0.46	1.00	1.00
Est	-0.12	-0.08	-0.06	0.02	0.12	0.15	0.19	0.16	-0.04	0.02	-0.02	0.07	-0.04	0.00	1.00	1.00	1.00	0.74
Cer	-0.19	-0.21	-0.01	0.15	-0.06	-0.01	-0.13	-0.08	0.11	0.19	0.17	0.28	-0.09	-0.06	0.00	0.84	1.00	1.00
Guac	-0.05	0.03	0.03	0.12	0.14	0.18	0.30	0.24	0.09	0.06	0.06	0.15	0.06	0.00	0.03	0.00	1.00	0.18
Stb	-0.17	-0.10	-0.04	0.02	0.15	-0.06	-0.06	-0.04	0.01	0.08	0.04	0.19	-0.13	-0.09	-0.07	-0.07	0.00	1.00
Mal	-0.18	-0.19	-0.09	-0.04	0.07	-0.13	-0.05	-0.01	-0.02	0.11	0.05	0.21	-0.04	0.03	-0.04	0.14	-0.09	0.00

Códigos de las muestras como en tabla 6.1

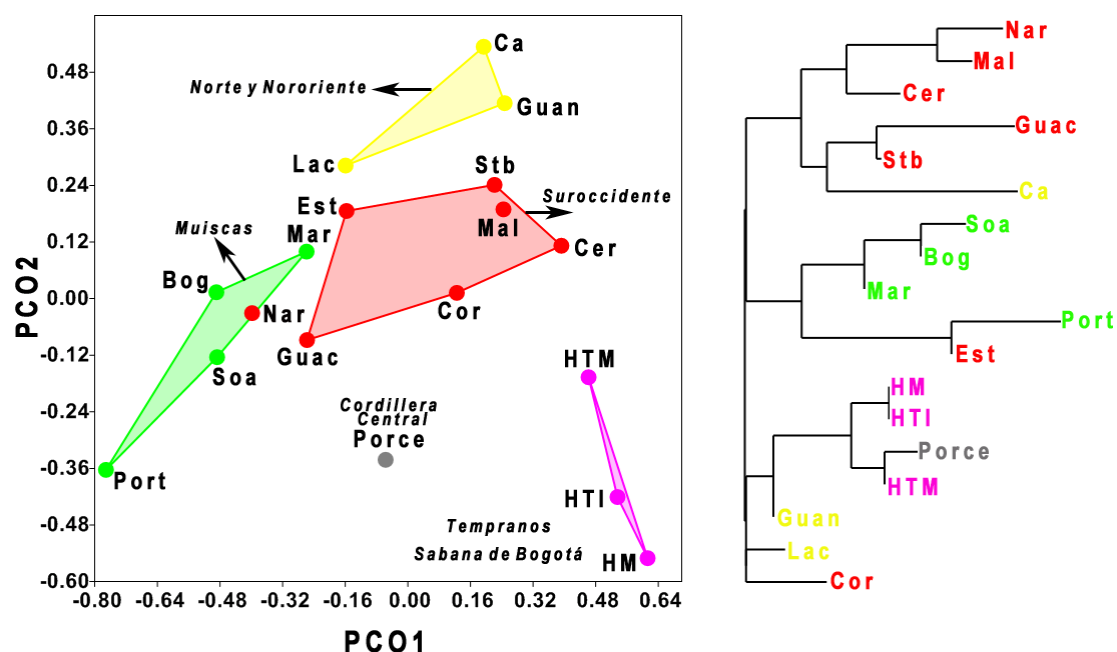


Figura 10.1 A. Representación gráfica de la matriz MMD. A la derecha análisis de coordenadas principales y a la izquierda un árbol consenso *neighbor-joining*. Códigos de las muestras como en tabla 6.1

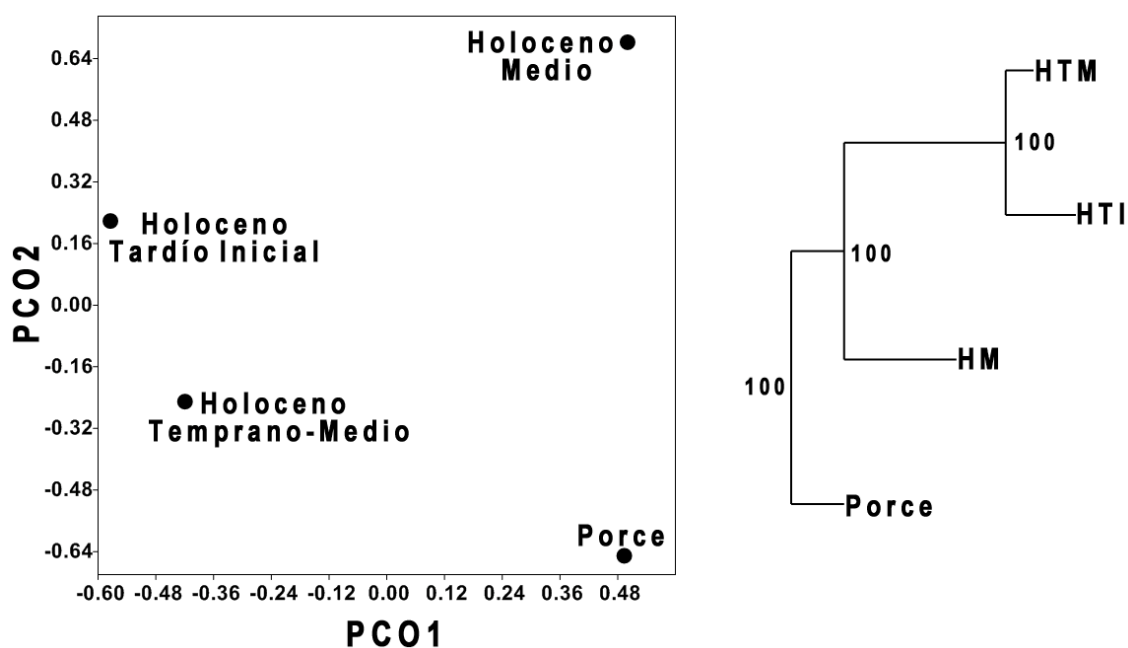


Figura 10.1 B. Representación gráfica de la matriz MMD entre grupos tempranos del Norte de los Andes. A la derecha análisis de coordenadas principales y a la izquierda un árbol consenso *neighbor-joining*.

Tabla 10.4B. Matriz MMD entre 4 muestras tempranas del Norte de los Andes a partir de 17 rasgos dentales. Por debajo de la diagonal valores MMD y por encima valores p (distancias significativas en negrita $p \leq 0.03$).

	Porce	HTM	HM	HTI
Porce	0	0.03446057	0.1717026	0.03861921
HTM	0.2846447	0	1.00000	1.00000
HM	0.1871854	-0.1659296	0	1.00000
HTI	0.2577540	-0.2104427	-0.1801025	-0

Por otro lado se presentan los resultados del análisis de biodistancias usando la D^2 cuya matriz se presenta en la tabla 10.5. La matriz de correlaciones tetracóricas con la que se calculó la distancia D^2 y el promedio de los valores umbral de los rasgos se presentan en la tabla 10.6. La estructura general de la matriz D^2 es muy similar a la MMD y en términos de significación estadística se siguen distinguiendo las muestras tempranas de la Sabana de Bogotá y la Cordillera Central del resto y existen también diferenciación entre grupos tardíos sobre todo entre grupos Muisca y del Valle del Cauca. La representación gráfica de la matriz D^2 se presenta en la figura 10.2 por medio de un análisis de coordenadas principales y un *neighbor-joining*. Los principales grupos geográficos se conservan no obstante en este análisis se superpone en el mismo espacio multivariado los grupos del Valle del Cauca y Chibcha-Karib hablantes del Noroccidente y Norte de Colombia. Esta es la principal diferencia respecto a la distribución de grupos entre ambas distancias aunque la D^2 tiende a resaltar las diferencias debido a que funciona de forma similar a un análisis discriminante. Ambas distancias a pesar de las diferencias tienden a reflejar un mismo patrón de diferenciación temporal y espacial de la diversidad dental en el Norte de los Andes.

Tabla 10.5. Matriz de distancias D^2 entre 18 muestras del Norte de los Andes. Por debajo de la diagonal valores D^2 y por encima valores p (distancias significativas en negrita).

	Ca	Guan	Lac	Nar	Porce	HTM	HM	HTI	Mar	Soa	Bog	Port	Cor	Est	Cer	Guac	Stb	Mal
Ca	0.00	0.17	0.64	0.90	0.99	0.67	0.37	0.76	0.86	0.52	0.58	0.63	0.53	0.99	0.45	0.45	0.59	0.87
Guan	3.75	0.00	0.09	0.26	0.50	0.04	0.03	0.06	0.03	0.02	0.11	0.10	0.20	0.23	0.02	0.52	0.28	0.32
Lac	2.11	3.86	0.00	0.37	0.74	0.46	0.85	0.20	0.79	0.23	0.52	0.53	0.41	0.70	0.07	0.27	0.21	0.57
Nar	1.34	2.94	2.57	0.00	0.83	0.05	0.02	0.05	0.25	0.03	0.30	0.24	0.30	0.55	0.09	0.49	0.23	0.87
Porce	1.12	3.32	2.44	2.10	0.00	0.94	0.69	0.91	0.74	0.60	0.77	0.74	0.02	1.00	0.46	0.06	0.83	1.00
HTM	2.12	4.80	2.44	4.54	1.58	0.00	0.97	0.98	0.27	0.12	0.09	0.09	0.00	0.60	0.04	0.01	0.87	0.57
HM	2.89	4.85	1.35	4.95	2.62	0.86	0.00	0.64	0.19	0.08	0.06	0.09	0.01	0.53	0.09	0.02	0.60	0.21
HTI	1.80	4.23	3.16	4.29	1.70	0.77	1.87	0.00	0.48	0.53	0.34	0.45	0.01	0.83	0.08	0.03	0.94	0.51
Mar	1.35	4.28	1.39	2.72	2.32	2.80	2.96	2.09	0.00	0.90	0.88	0.80	0.31	0.86	0.09	0.69	0.12	0.36
Soa	2.07	4.23	2.55	3.98	2.62	3.25	3.29	1.78	0.88	0.00	0.95	0.86	0.45	0.92	0.09	0.29	0.15	0.12
Bog	2.10	3.37	1.98	2.55	2.23	3.75	3.88	2.43	1.04	0.73	0.00	1.00	0.26	0.84	0.04	0.14	0.16	0.67
Port	1.72	2.93	1.66	2.33	2.10	3.22	3.00	1.82	1.03	0.81	0.38	0.00	0.04	0.94	0.07	0.17	0.27	0.54
Cor	2.26	1.43	2.94	3.85	6.22	7.81	7.30	7.06	3.58	2.13	3.69	4.97	0.00	0.07	0.04	0.54	0.01	0.01
Est	0.73	3.03	1.73	2.09	0.83	2.09	2.13	1.40	1.19	0.92	1.25	0.79	4.93	0.00	0.64	0.44	0.66	0.77
Cer	3.42	6.91	5.40	5.20	4.26	6.34	5.16	5.34	4.83	4.56	5.72	4.50	6.94	2.49	0.00	0.14	0.45	0.04
Guac	1.76	0.32	0.86	1.86	4.06	9.33	9.36	8.11	3.19	4.81	4.39	5.95	1.05	0.87	3.57	0.00	0.38	0.68
Stb	2.37	3.02	3.32	3.22	2.16	1.43	2.07	1.09	3.56	3.03	3.28	2.40	7.56	1.94	2.14	3.50	0.00	0.55
Mal	1.60	3.05	2.29	1.45	0.71	2.41	3.54	2.46	2.71	3.48	1.89	1.90	7.61	1.77	6.67	1.18	2.48	0.00

[illegible][illegible]

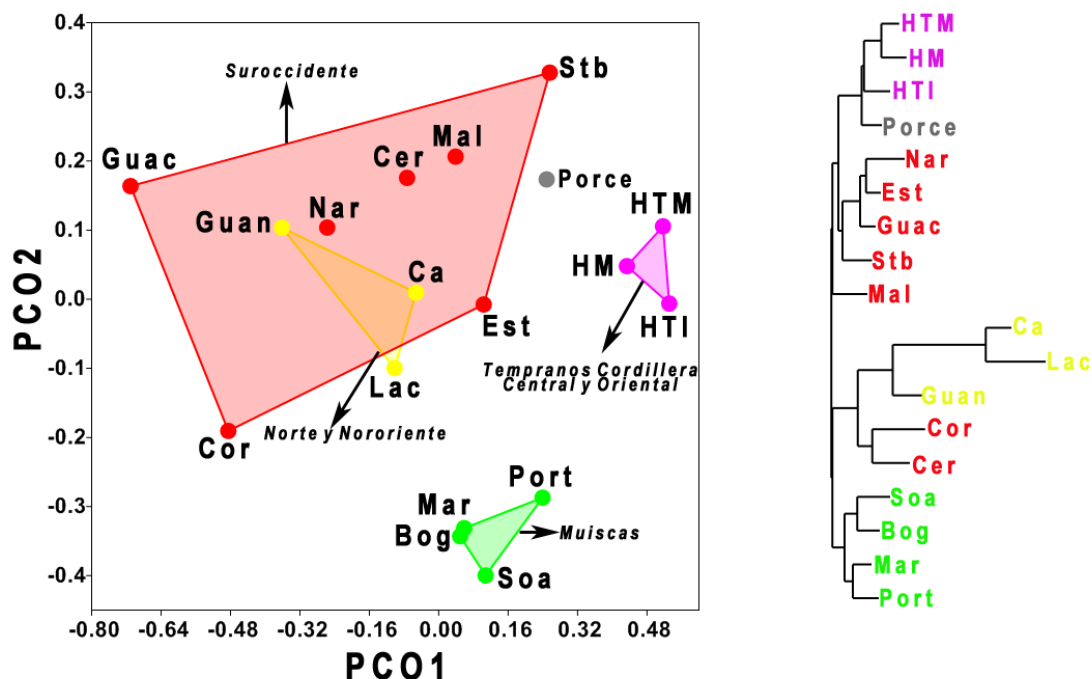


Figura 10.2. Representación gráfica de la matriz D^2 . A la derecha análisis de coordenadas principales y a la izquierda un árbol consenso *neighbor-joining*. Códigos de las muestras como en tabla 6.1

Aparte en los análisis regionales de correlación de matrices y matrices diseñadas se presentan en las tablas 10.7-10.9. Aquí cobra importancia la evaluación de la relación entre diversidad dental y ambiental ya que permite aproximarse a aspectos adaptativos de la morfología dental que son muy difíciles de abordar desde modelos de genética cuantitativa dada la variación discontinua. Este enfoque *model free* puede ser más útil para estimar “índices de evolución dental” que el desarrollado por otros autores entre ellos Turner (1987) y recientemente Rodríguez Flores y Colantonio (2013) quienes sobre la base de índices de evolución constantes por tiempo generacional (dentocronología) sugieren patrones lineales de evolución dental que no poseen ningún sustento genético-poblacional. Como se aprecia en la tabla 10.7 la morfología dental no posee estructura espacial al no estar correlacionada con la matriz de distancias geográficas cuyo signo negativo indica que mientras la distancia biológica aumenta la geográfica disminuye y viceversa aunque los valores de distancia MMD negativos posiblemente estén influyendo en el resultado. Así mismo el tiempo se correlacionó con la distancia biológica lo cual es concordante con lo visto hasta ahora desde la morfología craneofacial donde los grupos tempranos tienden a ser diferentes de los tardíos. Según lo esperado la morfología dental no parece estar muy influenciada por las distintas variables ambientales consideradas y este resultado refuerza la sugerencia de la poca varianza ambiental exhibida por los rasgos dentales (Scott y Turner, 1997). Un hallazgo interesante es la falta de asociación de la diversidad dental con la clasificación lingüística ya que los gráficos tienden a mostrar agrupaciones en un sentido

geográfico/lingüístico. No obstante es posible que dicha asociación se dé, en el caso de la morfología dental, simplemente por el efecto de la correlación entre la diversidad espacial y lingüística. Las correlaciones parciales sugieren que cuando se controlaron los efectos la diversidad ambiental la correlación entre las matrices de distancia biológica y temporal se mantuvieron (Tabla, 10.8). Esto sugiere que la estructura temporal de la diversidad ambiental posee un efecto subyacente en la morfología y no necesariamente una relación directa entre ambiente y morfología. Finalmente, cuando las cuatro hipótesis competentes para explicar el poblamiento inicial y la microevolución ocurrida durante el Holoceno en la región de estudio se analizan en forma de matrices la hipótesis que sugiere una única población fundadora, más baja diversidad y diferenciación marcada post-5000/4000 AP es la que presento el único valor de correlación alto (Tabla, 10.9). Aquí es necesario tener en cuenta que los valores de significación de las correlaciones vistas no se ven apoyadas por la corrección Bonferroni ($\alpha=0,025$ y $0,017$), no obstante más allá de la significación estos resultados muestran una tendencia relativamente concordante con la evidencia craneofacial a nivel intrarregional. Estos resultados sugieren que la morfología dental presentó patrones complejos de estructuración a nivel temporal pero no espacial que a su vez revela una compleja historia poblacional en el Norte de los Andes.

Tabla 10.7. Correlaciones de mantel entre la matriz de distancias biológicas (MMD) calculada entre 11 grupos, cuatro matrices que representan la diversidad geográfica (distancias en km), temporal, ambiental (matriz de distancias euclidianas calculada sobre variables ambientales) y lingüística en el Norte de los Andes

Distancia	Variable	r	P
MMD	Geográfica	-0.325	0.066
MMD	Temporal	0.356	0.032
MMD	Ambiental	-0.217	0.172
MMD	Lingüística	0.150	0.428

Tabla 10.8. Resultados de la prueba Smouse-Long-Sokal para correlaciones parciales controlando los efectos de diferentes variables que representan la diversidad geográfica (distancias en km), temporal, ambiental (matriz de distancias euclidianas calculada sobre variables ambientales) y lingüística en el Norte de los Andes

Distancia	Variable	Constante	r	P
MMD	Geográfica	Temporal	-0.056	0.553
MMD	Geográfica	Ambiental	-0.273	0.122
MMD	Geográfica	Lingüística	-0.332	0.651
MMD	Temporal	Ambiental	0.361	0.051
MMD	Temporal	Lingüística	0.149	0.543
MMD	Ambiental	Lingüística	0.107	0.653

Tabla 10.9. Correlaciones de mantel entre la matriz de distancias biológicas (*MMD*) calculada entre 11 grupos, cinco matrices diseñadas que representan varias hipótesis de poblamiento y de microevolución para el Norte de los Andes.

Distancia	Hipótesis	r	P
MMD	Niveles variables de diversidad, una población fundadora y diferenciación post-Holoceno medio (M1)	0.437	0.046
MMD	Dos poblaciones fundadoras y diferenciación este-oeste (M2)	-0.011	0.937
MMD	Dos componentes biológicos (M3)	0.101	0.465
MMD	Una población fundadora mínima diversificación morfológica (M4)	0.340	0.063

Por otro lado desde el enfoque *model bound* los análisis de matrices-R empleando rasgos dentales no-métricos se presentan en las tablas 10.10-10. 12 y figuras 10.3-10.4. En la tabla 10.10 se presentan los valores F_{ST} para las diferentes agrupaciones y para el total regional asumiendo tamaño poblacional efectivo distinto entre los grupos pre-3500 y post-2500 AP y heredabilidad completa ($h^2=1$). El F_{ST} regional de 0.017915 un mucho más bajo que el obtenido desde variables craneométricas (0.050) lo cual está relacionado con la estabilidad evolutiva de la morfología dental (ver Harle, 2010 para valores similares). El valor del índice de fijación regional sugiere que el 1% de la variación fenotípica total ocurre entre grupos y que el 99% ocurre dentro de los 17 grupos analizados, es decir que hay mucha mayor variación intrarregional que interregional. Los valores F_{ST} para los grupos cronológicos indican más variación durante el Holoceno tardío que durante el Holoceno temprano/medio. A nivel geográfico y lingüístico el valor F_{ST} se incrementa considerablemente para el Suroccidente de Colombia mientras que para los Chibcha-hablantes de la Cordillera Oriental se reduce. Estos resultados son totalmente concordantes con lo vistos desde la morfología craneofacial que sugieren mayor diversidad durante el Holoceno tardío y baja diversidad en los grupos tardíos de la Cordillera Oriental. Es interesante que el índice de diversidad no se incremente cuando otra muestra temprana se incluye indicando que las muestras pre-3500 AP presentaban a nivel general poca diversidad biológica. El análisis Relethford-Blangero modificado para este tipo de rasgos se presenta en la tabla 10.11 y la figura 10.3 y sugiere que las muestras con varianza residual positiva y por encima de la línea de regresión presentaron mayor variación que la esperada lo cual indica probablemente que el incremento de diversidad se dio por contactos (i.e. flujo génico). Por otro lado las muestras con varianza residual negativa y ubicadas por debajo de la línea de regresión presentaron menor variación que la esperada sugiriendo pérdida de diversidad probablemente a causa de la deriva génica. Un patrón contrario emerge al visto desde la morfología craneofacial ya que las muestras Muiscas de la Sabana de Bogotá poseen en este caso alta varianza y las tempranas baja lo cual puede ser el resultado de las diferencias entre los marcadores morfológicos investigados. Aún así los rasgos dentales sugieren un patrón coherente donde grupos con tamaños efectivos grandes poseen alta diversidad y grupos con tamaños

efectivos pequeños poseen poca diversidad lo cual está relacionado con la deriva. Finalmente, en la tabla 10.12 y la figura 10.3 se presenta la matriz-R y un gráfico de dispersión de las afinidades intergrupales a nivel regional. El patrón de similitud/diferencia fenotípica entre muestras es relativamente similar al al visto con las distancias MMD y D^2 donde se evidencian diferencias temporales, espaciales y lingüísticas. Los valores del diagonal de la tabla 10.12 resaltados sugieren según el modelo que aquellas muestras más cercanas al centroide (un grupo hipotético que pudiera existir si no se hubiesen diferenciado cuyo valor por definición es 0) poseen la mayor variación mientras que las más alejadas menos variación debido a que la deriva génica y un bajo índice de migración permiten un desplazamiento desde el centroide logrando así un factor homogenizante. En este caso la mayoría de muestras poseen valores de 0 o cercanos a 0 indicando alta variación aunque unas pocas que se alejan del centroide (ver Figura 10.3).

Tabla. 10.10. Valores F_{ST} correspondiente a cada agrupación del Norte de los Andes

Muestra	Valor F_{ST}
Pre-3000 años ^{14}C AP (Porce, HTM, HM, HTI)	0.011983
Post-2500 ^{14}C AP (Car, Guan, Chit, Her, Mbog, Mboy, Nar, Lac, Pan, Valle)	0.015347
Suroccidente de Colombia (Valle y Nariño)	0.037134
Chibcha-hablantes (Muisca, Lache y Guane)	0.005404
Total	0.017915

Tabla 10.11. Análisis Relethford-Blangero modificado basado en 17 rasgos dentales no-métricos de 18 muestras del Norte de los Andes.

Muestra	Distancia fenotípica desde el centroide	Varianza observada	Varianza esperada	Varianza residual
CA	0.028646	0.755	0.987	-0.232
GUAN	0.090795	1.239	0.987	0.252
LAC	0.054134	1.45	0.964	0.486
NAR	0.063704	1.187	0.953	0.234
POR	0.035939	0.457	0.987	-0.530
HTM	0.072711	0.582	0.957	-0.375
HM	0.086144	1.103	0.934	0.169
HTI	0.04789	0.295	0.984	-0.689
MAR	0.043686	1.094	0.976	0.118
SOA	0.051245	1.078	0.974	0.104
BOG	0.046396	0.962	0.985	-0.024
PRT	0.025728	0.774	0.983	-0.209
COR	0.158668	1.268	0.987	0.281
EST	0.00859	0.788	0.987	-0.199
CER	0.143491	0.429	0.898	-0.469
STB	0.066948	1.054	0.972	0.081
MAL	0.052913	0.386	0.979	-0.594

F_{ST} = 0.017915; Varianza fenotípica intragrupal ponderada=1.056

Tabla 10.12. Matriz-R de relaciones fenotípicas a partir de los coeficientes de parentesco promedio entre (r_{ij}) y dentro (r_{ii}) de 18 muestras del Norte de los Andes empleando 17 rasgos dentales discretos.

Grupo	CA	GUAN	LAC	NAR	POR	HTM	HM	HTI	MAR	SOA	BOG	PRT	COR	EST	CER	STB	MAL
CA	0.000	-0.011	-0.004	0.028	0.011	0.008	-0.005	0.004	0.008	-0.012	-0.013	-0.009	-0.019	0.006	0.018	0.000	0.015
GUAN	-0.011	0.049	-0.005	0.029	0.002	-0.012	-0.011	-0.011	-0.021	-0.021	-0.003	0.003	-0.027	-0.006	-0.023	0.020	0.019
LAC	-0.004	-0.005	0.012	0.007	-0.006	0.013	0.036	-0.012	0.023	-0.010	0.000	0.003	-0.022	-0.006	-0.016	-0.014	0.005
NAR	0.028	0.029	0.007	0.023	0.012	-0.017	-0.024	-0.021	-0.004	-0.033	0.000	-0.001	-0.030	-0.002	-0.001	0.001	0.042
POR	0.011	0.002	-0.006	0.012	0.000	0.012	0.000	0.004	-0.009	-0.016	-0.010	-0.011	-0.010	0.006	0.002	0.005	0.027
HTM	0.008	-0.012	0.013	-0.017	0.012	0.010	0.034	0.024	-0.002	-0.014	-0.025	-0.018	-0.024	-0.002	-0.015	0.029	0.009
HM	-0.005	-0.011	0.036	-0.024	0.000	0.034	0.021	0.012	-0.002	-0.014	-0.026	-0.013	-0.015	-0.002	0.005	0.020	-0.009
HTI	0.004	-0.011	-0.012	-0.021	0.004	0.024	0.012	0.000	0.002	0.004	-0.009	-0.001	-0.020	0.001	-0.008	0.025	0.000
MAR	0.008	-0.021	0.023	-0.004	-0.009	-0.002	-0.002	0.002	0.004	0.027	0.020	0.015	-0.021	0.000	-0.012	-0.028	-0.012
SOA	-0.012	-0.021	-0.010	-0.033	-0.016	-0.014	-0.014	0.004	0.027	0.008	0.026	0.019	0.010	0.004	-0.011	-0.019	-0.031
BOG	-0.013	-0.003	0.000	0.000	-0.010	-0.025	-0.026	-0.009	0.020	0.026	0.000	0.026	-0.002	-0.004	-0.038	-0.027	0.005
PRT	-0.009	0.003	0.003	-0.001	-0.011	-0.018	-0.013	-0.001	0.015	0.019	0.026	0.000	-0.014	0.002	-0.011	-0.009	0.000
COR	-0.019	-0.027	-0.022	-0.030	-0.010	-0.024	-0.015	-0.020	-0.021	0.010	-0.002	-0.014	0.065	0.000	0.022	-0.031	-0.033
EST	0.006	-0.006	-0.006	-0.002	0.006	-0.002	-0.002	0.001	0.000	0.004	-0.004	0.002	0.000	0.000	0.026	-0.004	-0.003
CER	0.018	-0.023	-0.016	-0.001	0.002	-0.015	0.005	-0.008	-0.012	-0.011	-0.038	-0.011	0.022	0.026	0.068	-0.023	-0.042
STB	0.000	0.020	-0.014	0.001	0.005	0.029	0.020	0.025	-0.028	-0.019	-0.027	-0.009	-0.031	-0.004	-0.023	0.005	0.009
MAL	0.015	0.019	0.005	0.042	0.027	0.009	-0.009	0.000	-0.012	-0.031	0.005	0.000	-0.033	-0.003	-0.042	0.009	0.000

$F_{ST}=0.017915$; Varianza fenotípica intragrupal ponderada=1.027

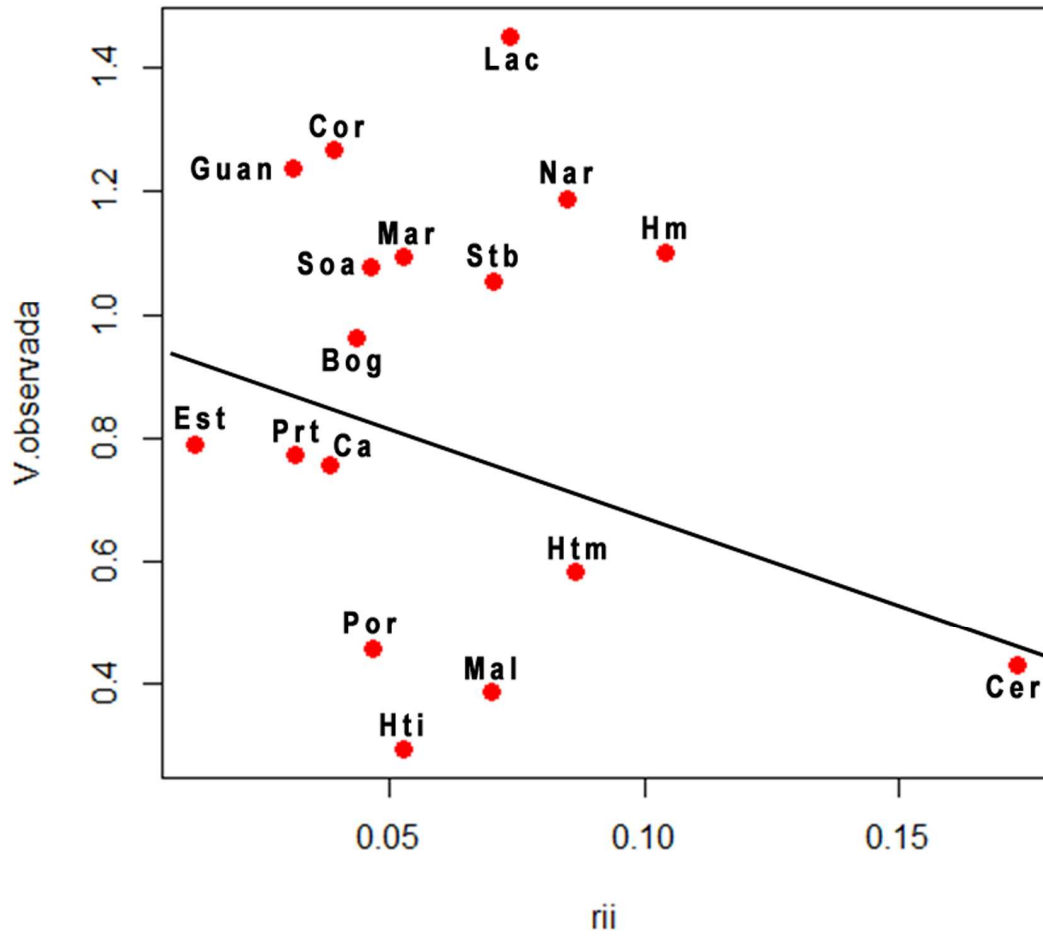


Figura 10.3. Gráfico de la distribución de grupos del Norte de los Andes de acuerdo con la varianza observada versus la distancia al centroide (r_{ii}) desde la morfología dental incluyendo la línea de regresión. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1.

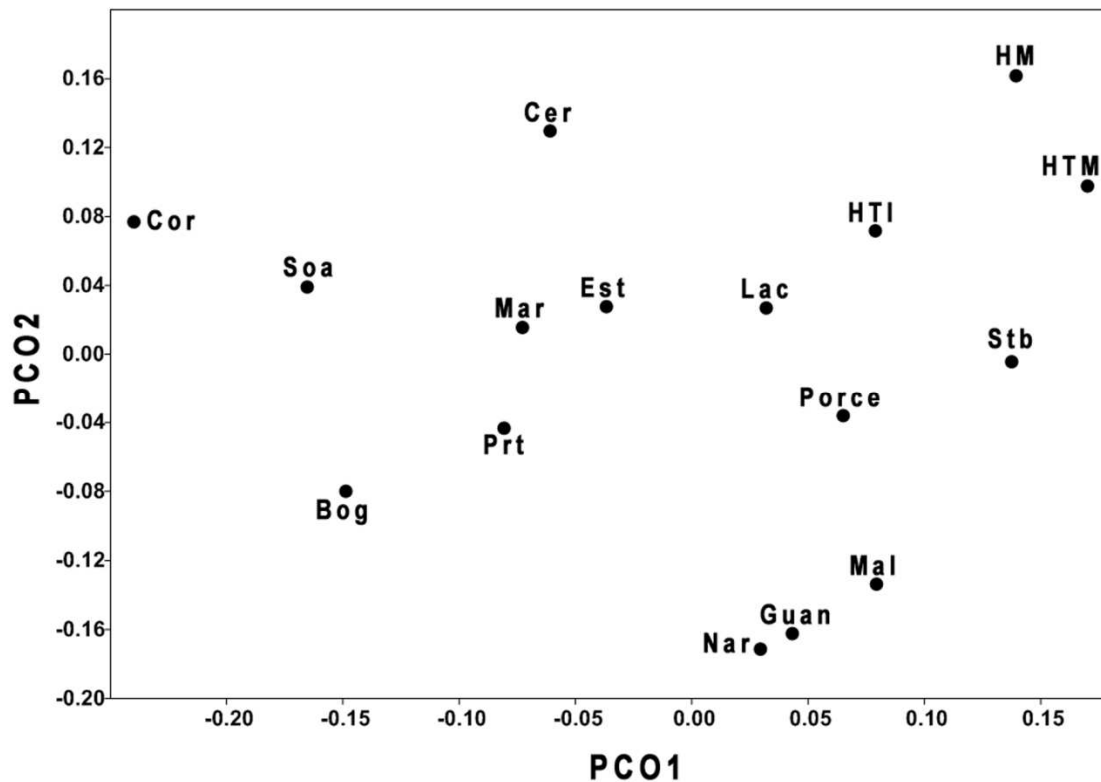


Figura 10.4. Gráfico de dispersión de las dos primeras coordenadas principales (PCO1 32,7% y PCO2 23,4% de la varianza) de la matriz d_{ij} entre muestras del Norte de los Andes desde la morfología dental. Códigos de las muestras como en la tabla 6.1.

Los mapas de interpolación regionales se presentan en las figuras 10.5 y 10.6 y las diferencias en la frecuencia entre grupos tempranos y tardíos se presentan en la figura 10.7. El mapa del CPI indica exactamente el mismo patrón visto con la morfología craneal donde los grupos pre-3500 AP de la Sabana se diferencian del resto produciendo una tendencia regional de diferenciación centro-periferia desde la Cordillera Oriental donde los grupos más antiguos de la Sabana de Bogotá poseen valores altos y los más recientes valores bajos incluyendo la muestra Porce de la Cordillera Central. Esto sugiere simplemente que los grupos del altiplano poseen una morfología dental marcadamente diferente de los grupos de otras regiones incluyendo grupos tardíos de la misma región. El PC2 muestra un patrón distinto donde los grupos del Valle del Cauca se distinguen del resto, tal y como se aprecia en los análisis de biodistancias, sugiriendo que poseen un patrón dental relativamente diferente aunque relacionado de alguna manera con el altiplano Cundiboyacense. Esto requiere un análisis de esta región mucho más detallado aunque desde el punto de vista de la tendencia espacial no hay un patrón definido. La diferenciación dental del Valle del Cauca respecto a otras regiones incluyendo la Sabana de Bogotá contrasta con hipótesis sugeridas por Rodríguez Cuenca (2001, 2007, 2014) quien sugiere una estrecha relación entre los grupos tardíos del Valle del Cauca y muiscas de la Sabana producto de un ancestro común.

Para el presente estudio es informador evaluar la fluctuación de las frecuencias dentales en los dos momentos históricos de interés a pre-3500 y post-2500 AP. Así según las figuras 10.7A y 10.7B los grupos tempranos y tardíos respectivamente poseen diferencias en las frecuencias de varios rasgos importantes básicamente en los incisivos centrales en pala (SSUI1); tubérculo dental de los caninos superiores (TDUC) y tubérculo de Carabelli (CarUM1) y extensiones del esmalte (ExEUM1) en el primer molar superior; número de raíces del primer molar superior (NRUN1); incisivos inferiores centrales en pala y doble pala (SSLI1; DSLI1); número de cúspides en el primer molar inferior (NCLM1) y el pliegue acodado del metacónido en los primeros molares inferiores. Estos rasgos tienden a diferenciar entre los dos complejos dentales asiáticos/americanos sinodontes y sundadotes (*sensu* Turner, 1990) que en el presente caso sugiere probablemente el ingreso tardío a la región de poblaciones con frecuencias dentales muy diferentes. Otros autores han interpretado este mismo fenómeno como la presencia de grupos sur asiáticos en América (i.e. sundadotes) (Lahr, 1995; Haydenblit, 1997; Powell, 1998; Sutter, 2005). No obstante la explicación más simple puede ser que las diferencias en frecuencia se relacionen con el espectro de diversidad dental en América y/o con desplazamientos de gente hacia la región en diferentes momentos del Holoceno. Un aspecto interesante que surge de la visualización de las frecuencias dentales es que son mucho más variables en los grupos tardíos que en los tempranos. Dado que cambios tan marcados a nivel de la morfología dental son difíciles de explicar por selección esta diferenciación cronológica apoyaría la hipótesis surgida del estudio de la morfología craneofacial vista en los capítulos VII y IX sobre expansiones poblacionales durante el Holoceno tardío lo cual habría permitido el arribo de grupos con patrones de variación biológica diferentes relacionados con la dispersión de la agricultura. Una de las regiones más importantes en este contexto sería la cuenca de México como lo sugiere la evidencia genética (Melton *et al.*, 2007; Lewis *et al.*, 2007) y arqueológica (Lleras, 1995). En este contexto Delgado *et al* (2010) discutieron la distribución geográfica del rasgo premolar Uto-Azteca exclusivo de los Amerindios el cual posee una distribución muy acotada al sudoeste de los Estados Unidos y norte de México y frecuencias muy bajas. Dicho rasgo fue encontrado en grupos Muiscas de Colombia y sugerirá de alguna forma contactos durante el Holoceno tardío entre Centroamérica y el Norte de Sudamérica. Datos dentales obtenidos recientemente por el autor muestran frecuencias extremadamente altas de dicho rasgo en grupos tardíos de Ecuador lo cual permitiría sugerir que el importante incremento en la frecuencia estaría relacionado efectivamente con una expansión poblacional relativamente grande. Con el objetivo de avanzar en esta hipótesis se llevó a cabo un análisis de biodistancias incorporando muestras de Centroamérica específicamente de México (Turner, 1986) cuyos resultados se presentan en la figura 10.8 y la tabla 10.13. De acuerdo con estos resultados los grupos Centroamericanos se agrupan con las muestras Muiscas de la Sabana de Bogotá cuya mayor afinidad se entre los primero y Portalegre en donde se encontró el rasgo premolar Uto-Azteca. La matriz MMD y los

valores de significación muestran diferencias significativas entre los grupos centroamericanos y la mayoría de grupos del Norte de los Andes excepto con las muestras muiscas de la Sabana de Bogotá cuyas distancias son no-significativas o bajas. Este nuevo análisis muestra claramente que hay relaciones cercanas entre ambas regiones y es muy probable que los cambios tan importantes detectados desde la morfología dental y craneofacial durante el Holoceno tardío se deban a expansiones de grupos agrícolas centroamericanos chibcha-hablantes. La evidencia dental apoyaría otras líneas de evidencia genética, lingüística y arqueológica que permiten integrar otras regiones a la compleja historia poblacional del Norte de los Andes. Una vez más estos resultados consistentemente contradicen hipótesis de evolución *in situ* y dinámicas poblacionales exclusivamente intrarregionales (Rodríguez Cuenca, 2001, 2007, 2014; Rodríguez y Vargas, 2010; Vargas, 2104).

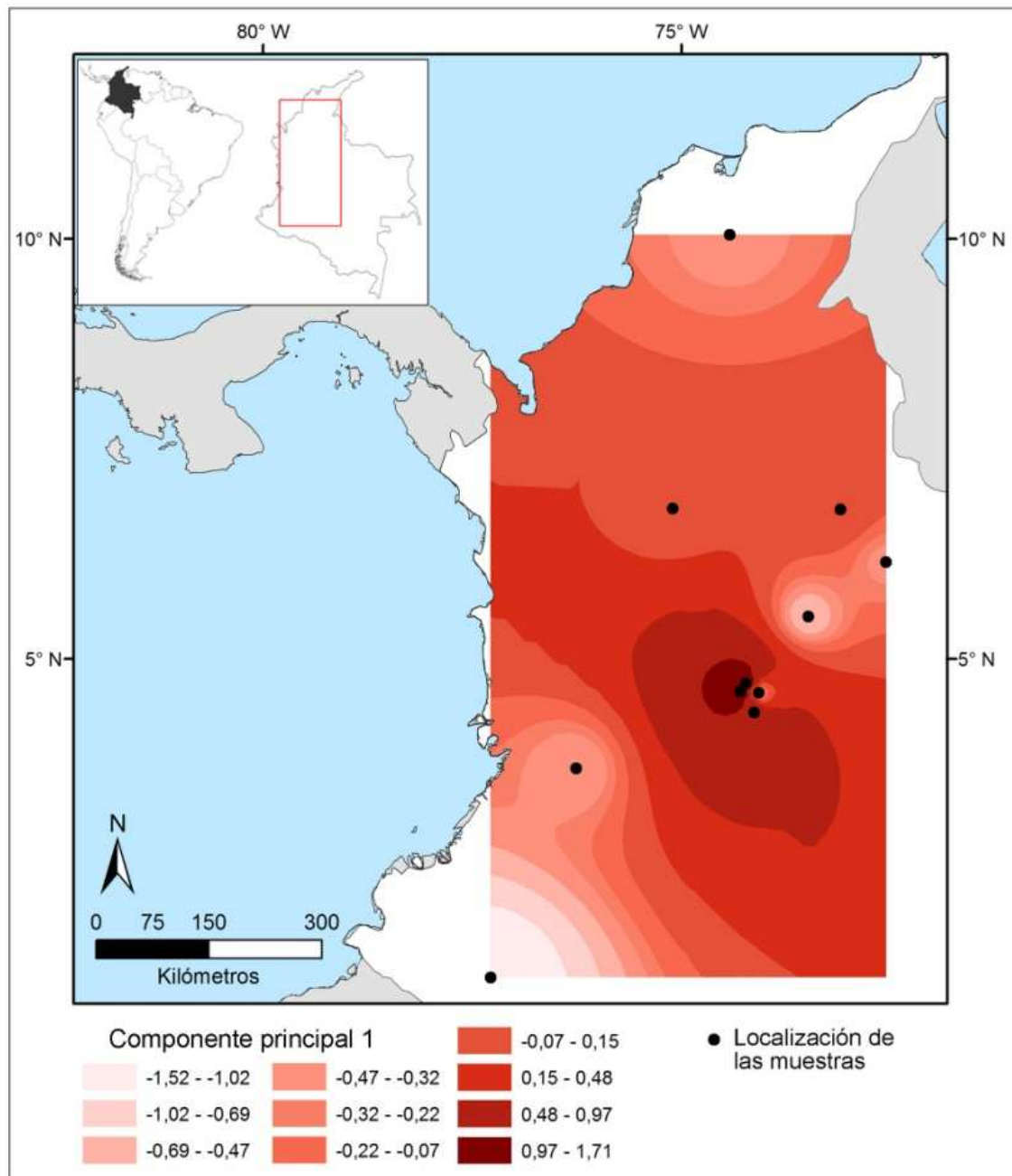


Figura 10.5. Mapa de interpolación de la tendencia geográfica de la morfología dental según el componente principal 1 (CP1) en muestras del Norte de los Andes.

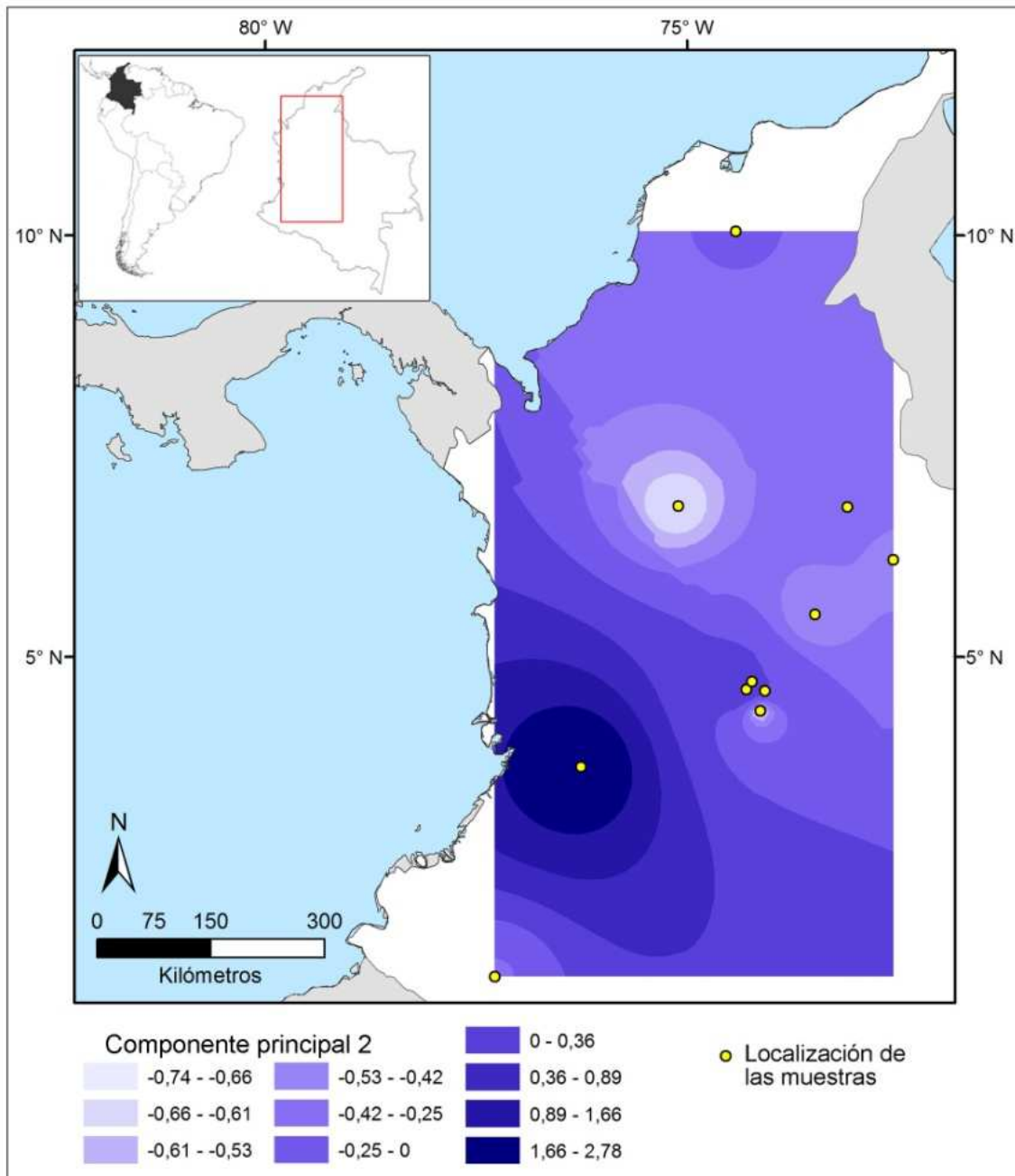


Figura 10.6. Mapa de interpolación de la tendencia geográfica de la morfología dental según el componente principal 2 (CP2) en muestras del Norte de los Andes.

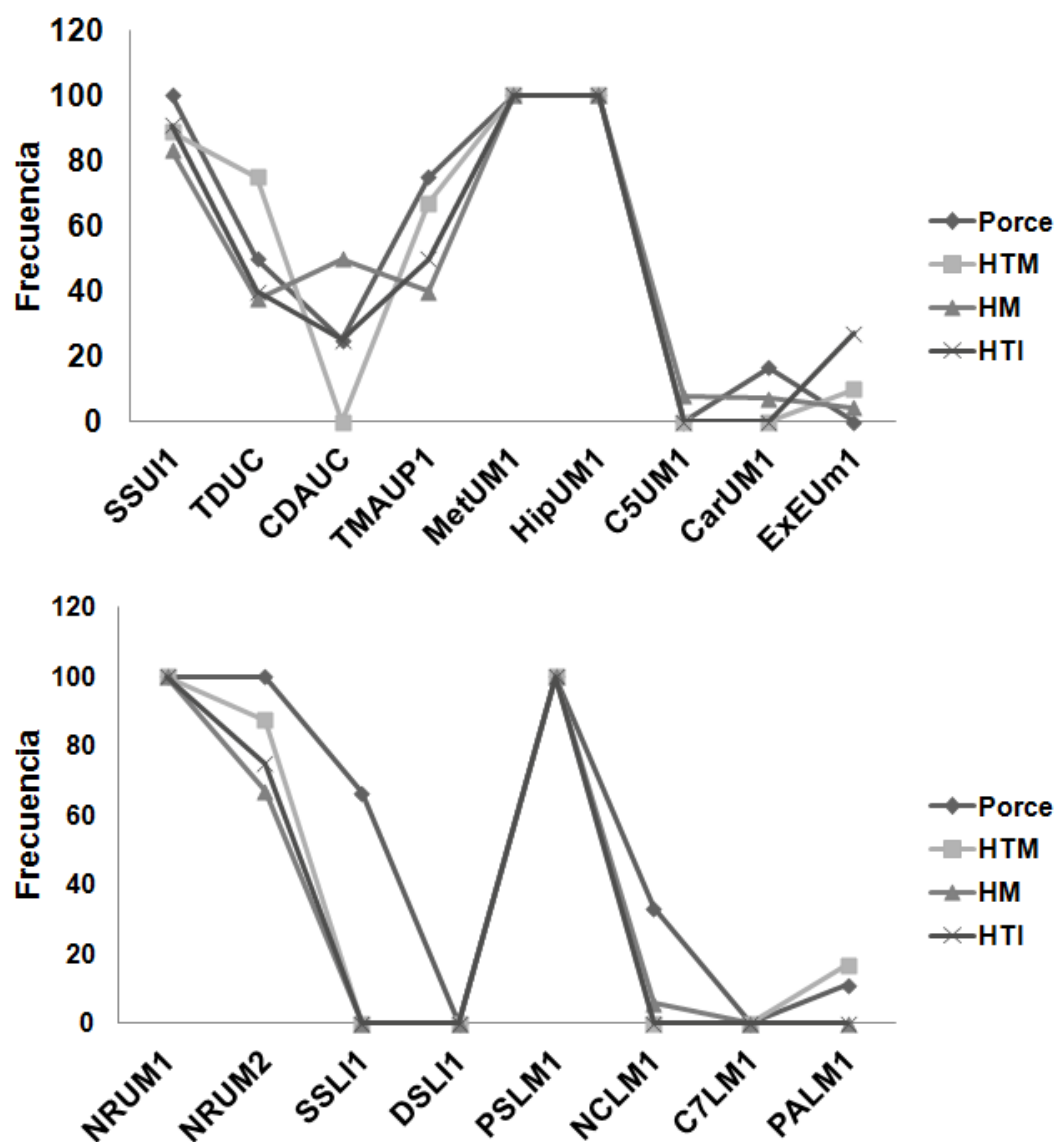


Figura 10.7A. Diferencias en la frecuencia de rasgos dentales entre grupos pre-3500 AP del Norte de los Andes.

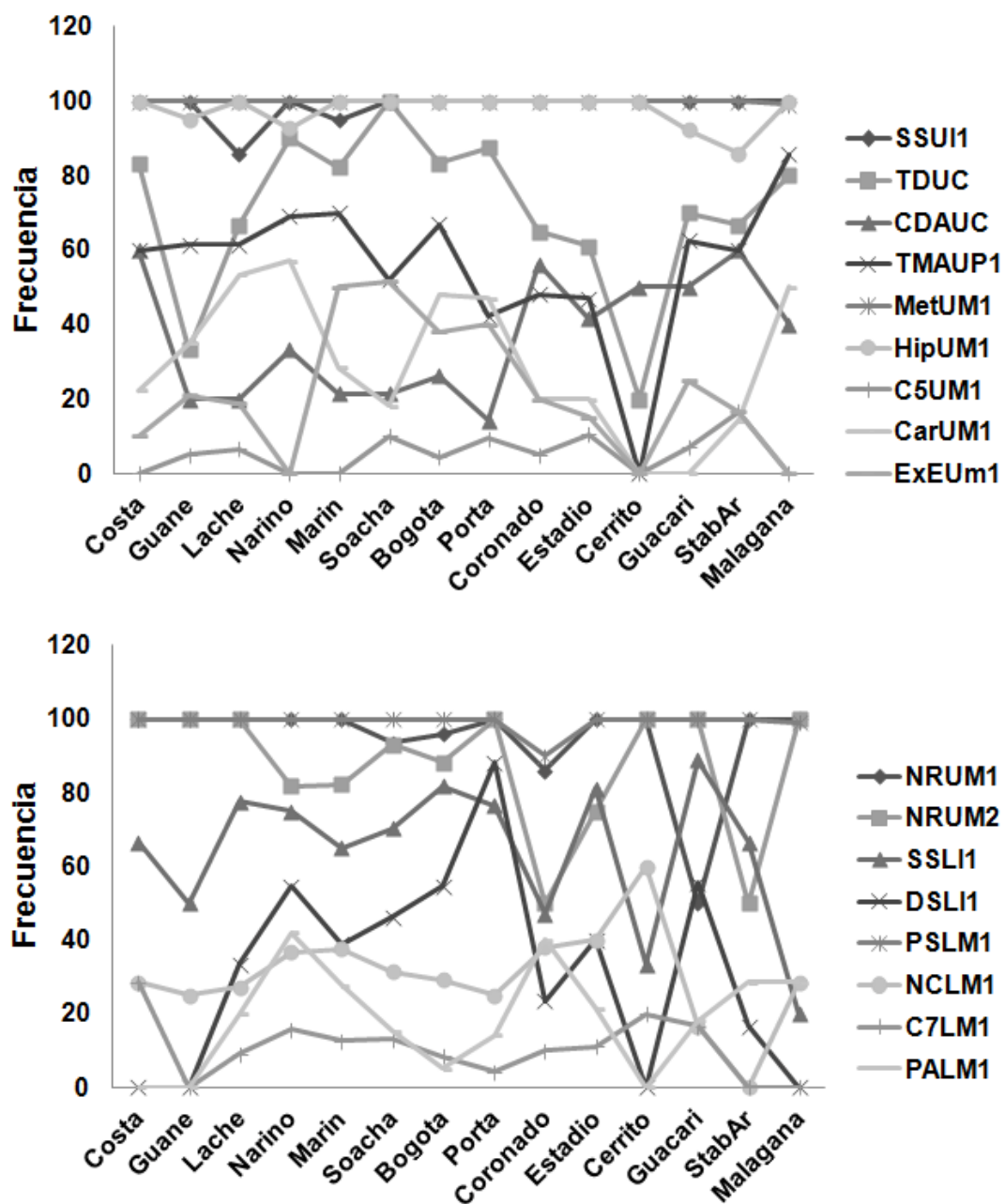


Figura 10.7B. Diferencias en la frecuencia de rasgos dentales entre grupos post-2500 AP del Norte de los Andes.

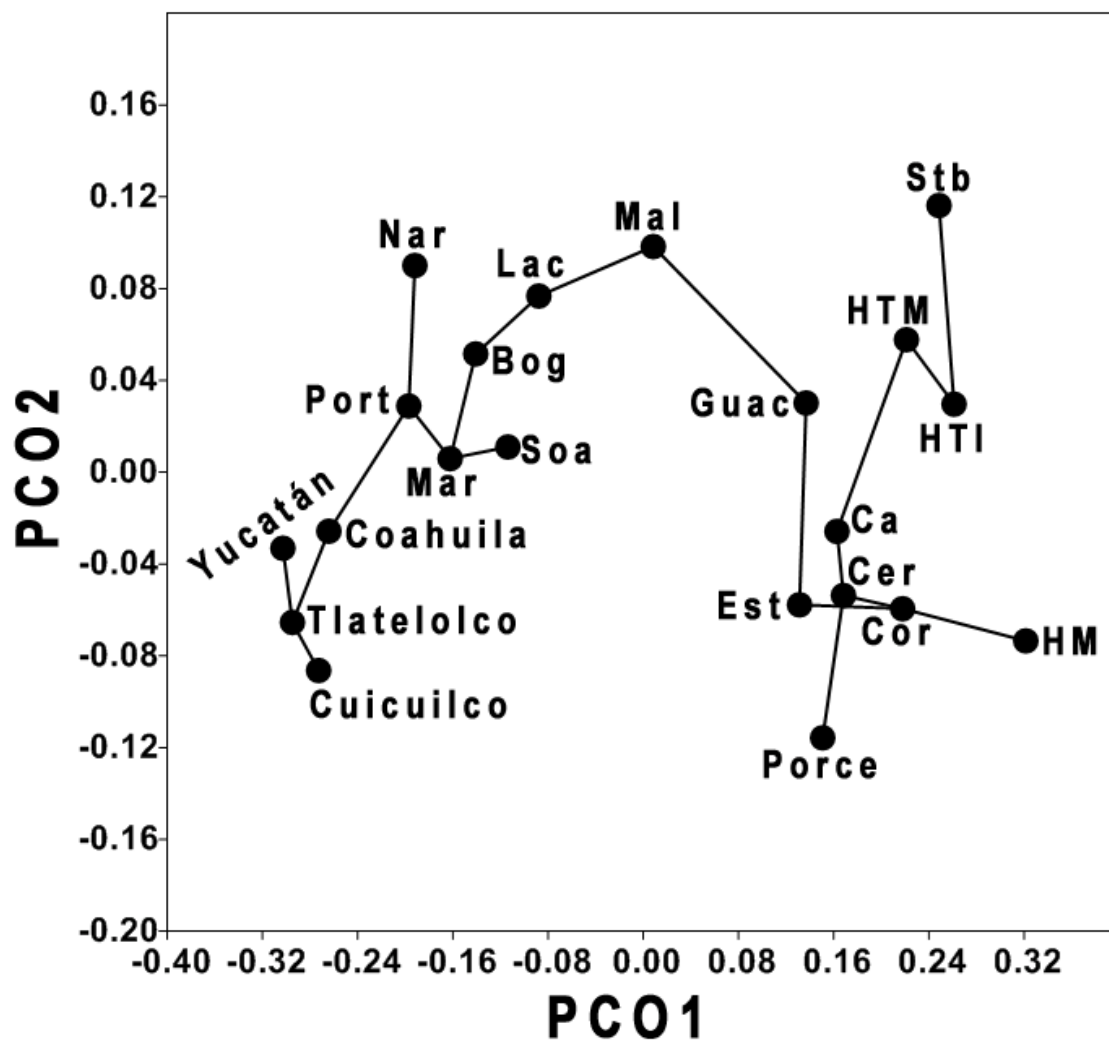


Figura 10.8. Gráfico de dispersión de las dos primeras coordenadas principales de la matriz MMD entre muestras del Norte de los Andes y de Centroamérica. Grupos unidos por líneas de conectividad mínima (*minimum spanning tree*). Códigos de las muestras del Norte de los Andes como en la tabla 6.1.

Tabla 10.13 Matriz MMD entre 22 muestras del Norte de los Andes y de Centroamérica. Por debajo de la diagonal valores MMD y por encima valores p (distancias significativas en negrita $p \leq 0.03$).

	Coa	Tlat	Cui	Yuc	Ca	Lac	Nar	Por	HTM	HM	HTI	Mar	Soa	Bog	Port	Cor	Est	Cerr	Guac	Stb	Mala
Coa	0.00	0.20	0.38	0.83	0.42	0.91	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.09	0.06	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.06
Tlat	0.05	0.00	0.02	0.56	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cui	0.04	0.05	0.00	1.00	0.42	0.02	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Yuc	0.02	0.04	-0.01	0.00	0.20	0.31	0.31	0.03	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.07	0.35	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01
Ca	0.12	0.26	0.11	0.20	0.00	1.00	0.34	1.00	1.00	0.59	1.00	0.78	0.57	1.00	0.54	1.00	1.00	1.00	1.00	0.65	1.00
Lac	0.01	0.26	0.15	0.11	-0.11	0.00	0.83	1.00	0.50	0.00	0.07	1.00	0.46	1.00	1.00	0.11	0.21	0.08	1.00	0.02	1.00
Nar	0.20	0.30	0.24	0.09	0.14	0.02	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	0.24	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	1.00
Por	0.17	0.35	0.15	0.31	-0.23	-0.06	0.19	0.00	0.67	0.90	0.51	0.40	0.11	0.26	0.34	1.00	1.00	1.00	1.00	0.02	0.86
HTM	0.31	0.47	0.34	0.33	-0.16	0.07	0.30	0.06	0.00	0.02	1.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.23	0.23	0.23	1.00	0.24	0.25
HM	0.76	0.95	0.68	0.78	0.09	0.46	0.77	0.02	0.22	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00
HTI	0.42	0.67	0.49	0.46	-0.03	0.18	0.40	0.09	-0.01	0.16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.72	0.91	0.30	1.00	0.53	0.27
Mar	0.09	0.24	0.14	0.18	0.04	-0.02	0.22	0.09	0.23	0.77	0.33	0.00	1.00	1.00	0.76	0.00	0.00	0.00	0.19	0.00	0.26
Soa	0.17	0.28	0.25	0.22	0.08	0.05	0.22	0.16	0.21	0.73	0.20	-0.02	0.00	0.88	0.63	0.00	0.01	0.00	0.79	0.00	0.25
Bog	0.08	0.23	0.18	0.13	0.00	-0.08	0.07	0.12	0.19	0.70	0.23	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.03	0.00	0.65	0.00	1.00
Port	0.10	0.20	0.14	0.07	0.09	-0.04	0.07	0.10	0.31	0.74	0.32	0.01	0.02	-0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.41	0.00	0.39
Cor	0.30	0.44	0.32	0.40	-0.10	0.13	0.33	-0.08	0.09	0.11	0.03	0.27	0.22	0.18	0.31	0.00	1.00	0.41	0.81	0.00	0.47
Est	0.20	0.29	0.20	0.23	-0.10	0.10	0.24	-0.06	0.09	0.20	0.01	0.16	0.10	0.10	0.14	-0.05	0.00	0.79	1.00	0.00	0.68
Cerr	0.32	0.49	0.36	0.47	-0.10	0.16	0.25	-0.12	0.10	0.28	0.08	0.24	0.23	0.21	0.26	0.05	0.02	0.00	1.00	0.00	0.81
Guac	0.25	0.42	0.31	0.27	-0.08	0.00	0.18	-0.05	-0.02	0.24	-0.10	0.11	0.02	0.04	0.07	0.02	-0.03	-0.01	0.00	0.03	0.99
Stb	0.44	0.87	0.74	0.71	0.07	0.21	0.64	0.28	0.10	0.44	0.05	0.45	0.39	0.37	0.52	0.26	0.25	0.29	0.21	0.00	0.08
Mala	0.17	0.41	0.33	0.28	-0.09	-0.11	0.00	0.02	0.13	0.52	0.12	0.09	0.09	-0.08	0.07	0.06	0.03	0.02	0.00	0.17	0.00

Códigos de las muestras como en la tabla 6.1. coa: Cuahuila; tlat: Tlatelolco; cui: Cuicuilco; yuc: Yucatán.

X.3.2 Enfoque continental

Aparte en cuanto a los análisis continentales en la figura 10.9 y 10.10 y las tablas 10.14 y 10.15 se presentan los resultados del análisis exploratorio de biodistancias los cuales están basados en diferentes agrupaciones de acuerdo con los requerimientos estadísticos de cada método. En la tabla 10.14 se presentan los autovectores de los rasgos dentales y en la figura 10.9 se muestra un grafico de dispersión de los dos primeros componentes (45,5% de la varianza explicada). A diferencia de la morfología craneofacial los rasgos dentales exhiben una fuerte estructuración de la diversidad a nivel espacial. Es decir los grupos tienden a formar *clusters* que poseen significado regional lo cual ya fue visto en análisis preliminares de algunas de las muestras aquí investigadas (Delgado, 2012b). El CP1 tiende a diferenciar a los Andes sur-centrales del resto de grupos Americanos. Esta distinción ya fue notada por Sutter (2005) quien sugiere afinidad entre estos grupos y sundadontes surasiáticos. El CP2 por otro lado tiende a diferenciar las muestras del Norte de los Andes de los grupos Paleoindios y de Panamá, Ecuador, Perú, Brasil, Chile y Argentina donde las del Holoceno temprano/medio de Norteamérica presentan una posición intermedia. Aún así se observan asociaciones que son difíciles de explicar como las de algunos grupos tardíos de la Cordillera Oriental del Norte de los Andes con algunos grupos Norteamericanos. De manera interesante la región de estudio muestra un *cluster* bastante homogéneo reforzando la hipótesis de un origen común. En un contexto continental la distribución de muestras tanto tempranas como tardías vistas en el ACP concuerda en parte con lo que propuso Turner (Turner, 1983, 1985, 1986, 1990, 1992) sobre la homogeneidad dental a nivel continental y cantidades de variación limitada (ver Matsumura y Hudson 2005 para una interpretación diferente de la diversidad dental en el noreste de Asia y América). No obstante Turner al agrupar muestras continentales debido a su comparación geográfica amplia (Oceanía, Sur de Asia, Eurasia y América) perdió resolución para detectar diferencias importantes al interior de América sobre todo en cuanto a los procesos de estructuración geográfica los cuales sugieren que debido a la baja diversidad biológica exhibida por los grupos fundadores la regionalización (i.e. diferenciación regional) requirió necesariamente más tiempo para formarse. Es decir que la fecha de ingreso tardía post-11,500 años ^{14}C AP no es consistente con el tiempo necesario para la formación de grupos bien diferenciados a nivel regional cuando se comparan en un contexto continental. En este trabajo a propósito no se incluyeron muestras tardías de Norte América dado el foco regional del mismo no obstante es necesario incluir más grupos para evaluar en forma más confiable las diferencias morfológicas en América. Esta interpretación sobre el ingreso temprano al Nuevo Mundo (i.e pre 11.5 ka) está en completa concordancia con el consenso actual tanto a nivel genético (Wang *et al.*, 2007; Fagundes *et al.*, 2008; Reich *et al.*, 2012; Jenkins *et al.*, 2012); morfológico craneofacial (González-José *et al.*, 2008; de Azevedo *et al.*, 2011; Hube *et al.*, 2010; Pucciarelli *et al.*, 2010); arqueológico

(Dillehay, 2000; Miotti, 2006; Watters y Stafford, 2007; Goebel *et al.*, 2008; Watters *et al.*, 2011; Borrero, 2015) y paleoambiental (Madsen, 2004). En un contexto subcontinental las diferencias al interior de Sudamérica reflejan el mismo patrón, es decir existe una distinción notable entre regiones por ejemplo entre los Andes del norte y sur-centrales y los grupos tardíos desde Panamá hasta la Argentina. Los autovalores de los rasgos empleados en las comparaciones en ambos CPs contienen cada uno 6 valores negativos y uno positivo significativos ($p < 0.01$). En el CP1 los autovalores negativos significativos tienden a caracterizar grupos con morfologías típicas Amerindias donde cobran importancia rasgos clásicos que definen el complejo dental sinodonte como los incisivos rotados y en pala, hipocono y parastilo cuya alta frecuencia en este estudio caracterizan a la mayoría de grupos a excepción de las muestras de los andes sur-centrales. El único rasgo con un autovalor positivo posee muy bajas frecuencias en grupos asiáticos y amerindios. Aparte los rasgos del CP2 con valores negativos poseen indistintamente frecuencias altas y bajas y algunos como el tubérculo de Carabelli se relaciona más con grupos euroasiáticos. En su conjunto los rasgos dentales de los grupos americanos analizados tienden a diferenciar a grupos regionales que se caracterizan por altas frecuencias de rasgos típicos amerindios (todos los grupos con scores negativos en el CP1) de los grupos de los Andes sur-centrales y Argentina con scores positivos y rasgos menos derivados. Un aspecto importante a mencionar aquí sobre la diferenciación de estos últimos grupos sobre todo de los Andes sur-centrales analizados por Sutter (2005) es que las dicotomías empleadas por este autor no necesariamente se corresponden con las sugeridas o usadas comúnmente por Turner. Por lo tanto debido a la importancia de la correspondencia entre el umbral de presencia/ausencia entre investigadores sobre todo en el nivel de afinidad entre grupos es muy probable que la distinción vista por Sutter (2005) y también vista en el presente análisis se puede relacionar con sesgos metodológicos.

Tabla 10.14. Autovalores de los 11 rasgos dentales no-métricos usados en las comparaciones continentales.

Rasgo	CP1	CP2
Incisivos rotados I1S	-0.696862	-0.044202
Incisivos en pala I1S	-0.817644	0.034372
Incisivos en doble pala I1S	-0.278302	-0.644278
Tubérculo dental I2S	-0.574537	-0.184981
Cúspide 5 M1S	<u>0.379380</u>	-0.515490
Hipocono M1S	-0.761498	-0.317688
Tubérculo de Carabelli M1S	-0.186011	-0.795493
Extensiones del esmalte M1S	0.132191	-0.651232
Parastilo M1S	-0.321879	0.231006
Protostílido M1I	0.175586	-0.532450
3 raíces en el M1I	-0.779195	<u>0.324716</u>

*Valores en negrita denotan valores negativos y significativos (≥ -0.3) y valores en cursiva y subrayados denotan valores positivos y significativos (≥ 0.3).

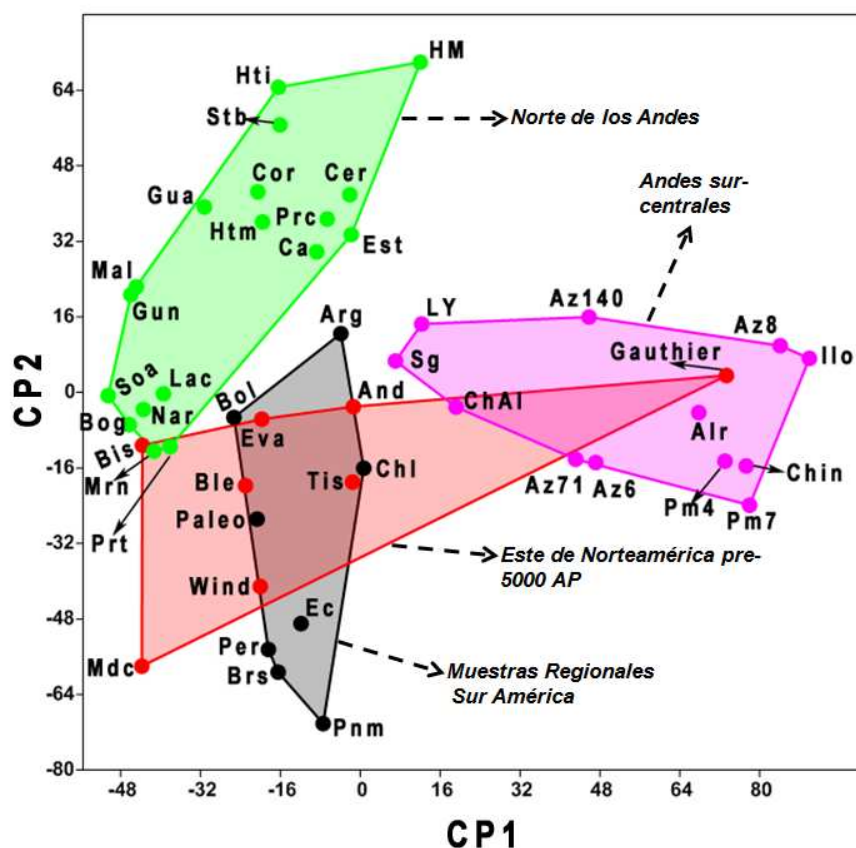


Figura 10.9. ACP (CP1 32,6% y CP2 20,34% de la varianza) empleando frecuencias dentales de 45 grupos Americanos en el rango 2000-11,000 AP. Pm7: Playa Miller 7; Pm4: Playa Miller 4; Chin: Chinchorro; Alr: Alto Ramírez; Az6: Azapa-6; Az71: Azapa-71; ChAl: Chiribaya Alta; Sg: San Gerónimo; LY: La Yará; Az41: Azapa-41; Az8: Azapa-8; Ilo: Gauthier; And: Anderson; Tis: Tick Island; Wind: Windover; Ble: Black Earth; Eva; Mdc: Modoc; Bis: Bird Island; Arg: Argentina; Chl: Chile; Ec: Ecuador; Pnm: Pnamá; Brs: Brasil; Per: Perú; Paleo: Paleoindios; Bol: Bolivia; Prt: Portalegre; Mrn: Marin; Nar: Nariño; Lac: Lache; Bog: Muisca Bogotá; Soa: Soacha; Gun: Guane; Mal: Malagana; Gua: Guacarí; Ca: Costa Atlántica; Htm: HTM; Prc: Porce; Cer: Cerrito; Cor: Coronado; Stb: Santa Bárbara; Hti: HTI; HM.

En la figura 10.10 y la tabla 10.15 se presenta un análisis de biodistancia MMD entre grupos regionales agrupados en un sentido espacial y temporal de toda América empleando 13 rasgos dentales (SSUI1, DSUI1, WIUI1, TDUI2, C5UM1, HYPUM1, CARUM1, EEUM1, PARUM3, PEGUM3, C6LM1, PRTSLM1 y XRLM1). A nivel general este análisis muestra asociaciones muy similares al ACP indicando que las agrupaciones regionales desde metodologías diferentes son consistentes con grupos discretos con sentido espacial. El gráfico de dispersión de las dos primeras coordenadas principales de la matriz MMD indica que en el espectro de variación dental Americana los grupos del Norte de los Andes comparten cierta similitud con los Andes Sur Centrales y el Cono Sur al mismo tiempo que se diferencian de grupos regionales Sudamericanos así como grupos del Holoceno temprano/medio de Norte América y los Paleoindios de Norte/Sudamérica. Un aspecto interesante es la aparente diferenciación entre

grupos tempranos del resto de América y del Norte de los Andes indicando que hay diferencias durante el Holoceno temprano/medio en el continente que podrían ser explicados por niveles altos de diversidad en la población fundadora o alternatively la existencia de diferentes poblaciones fundadoras con niveles variables de diversidad. No obstante en la tabla 10.15 se aprecia que de hecho en un sentido estadístico las diferencias entre las muestras del Holoceno temprano/medio de Norteamérica, la muestra de Paleoindios N/S y las muestras tempranas de la Cordillera Central (Porce) y Oriental de Colombia (HTM) son no significativas. Esto sugiere el patrón contrario es decir similitud morfológica entre grupos tempranos de América, niveles bajos de diversidad y una única población fundadora. La muestra del Holoceno medio y tardío inicial del Norte de los Andes se diferencia de las demás tanto de la misma región como del resto de América. Aparte la agrupación de muestras regionales sudamericanas tardías sugiere marcada similitud a nivel subcontinental a excepción de Bolivia y el Cono Sur. En general la significación de los valores MMD confirma el patrón visto a nivel gráfico en el ACOP y permite refinar las diferencias/similitudes entre muestras Americanas del Holoceno desde el punto de vista de las medidas de biodistancias.

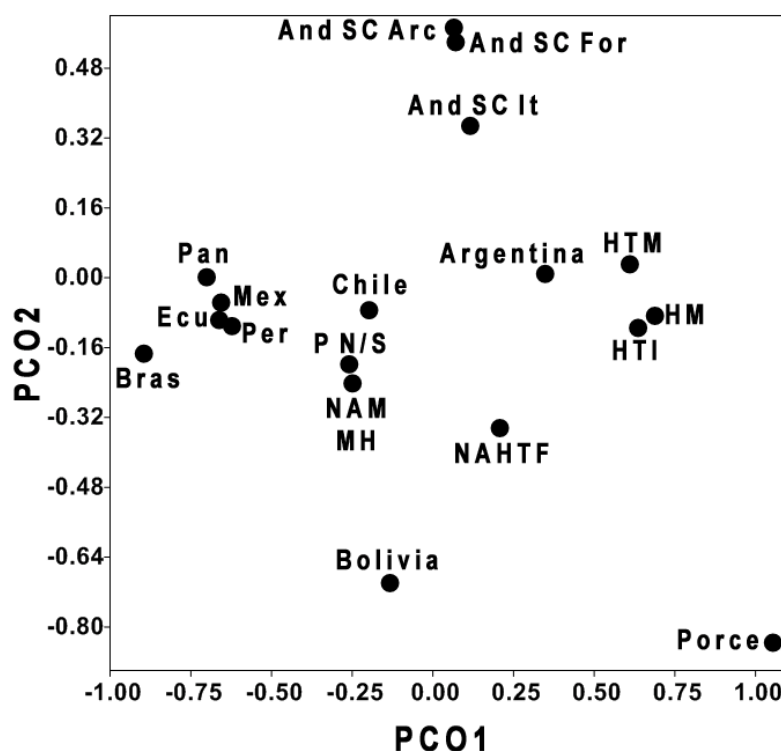


Figura. 10.10 Gráfico de dispersión de las dos primeras coordenadas principales de la matriz MMD entre 18 muestras regionales americanas. And SC Arc: Andes Sur-centrales Arcaico; And SC For; Andes Sur Centrales Formativo; And SC IT: Andes Sur Centrales Integración Tardía; P N/S; Paleoindios Norte y Sudamericanos; NAM HM; Norteamérica Holoceno Medio; NA HTF; Norte de los Andes Holoceno Tardío Final; HTM: Holoceno temprano medio; HM: Holoceno medio; HTI: Holoceno tardío inicial; Pan: Panamá; Mex: México; Per: Perú; Ecu: Ecuador; Bras: Brasil.

Tabla 10.15 Matriz MMD entre 18 muestras regionales Americanas. Por debajo de la diagonal valores MMD y por encima valores p (distancias significativas en negrita $p \leq 0.03$).

	Mex	NAHM	Pan	Ecu	Per	Bras	Bol	Chl	Arg	NSPaleo	NAHTF	Porce	HTM	HM	HTI	ASC It	ASC F	ASC Ar
Mex	0	0.00	0.08	0.14	0.53	1.00	0.07	0.07	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
NAHM	0.15	0	0.06	0.00	0.00	0.02	0.04	0.04	0.00	0.46	0.00	0.18	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Pan	0.11	0.09	0	0.49	0.06	0.90	0.03	0.18	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Ecu	0.01	0.14	0.04	0	0.44	1.00	0.35	0.03	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Per	0.02	0.22	0.13	0.01	0	1.00	0.19	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Bras	-0.03	0.08	0.04	-0.01	-0.01	0	0.27	0.50	0.00	0.55	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Bol	0.03	0.10	0.12	0.02	0.01	0.01	0	0.05	0.00	0.31	0.03	1.00	0.05	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
Chl	0.19	0.18	0.22	0.23	0.22	0.12	0.18	0	0.13	0.02	0.07	0.48	0.04	0.00	0.05	0.01	0.00	0.00
Arg	0.31	0.14	0.33	0.31	0.43	0.32	0.16	0.09	0	0.00	0.02	0.75	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00
NSPaleo	0.16	0.04	0.21	0.17	0.21	0.00	0.13	0.26	0.38	0	0.00	0.30	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
NAHTF	0.23	0.12	0.32	0.22	0.28	0.18	0.09	0.15	0.05	0.21	0	1.00	0.03	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00
Porce	0.24	0.14	0.40	0.31	0.34	0.20	-0.02	0.10	0.00	0.19	0.02	0	0.80	1.00	0.63	0.11	0.00	0.00
HTM	0.39	0.21	0.59	0.39	0.45	0.45	0.24	0.28	0.17	0.28	0.13	0.09	0	0.02	1.00	0.00	0.00	0.00
HM	0.46	0.34	0.70	0.53	0.54	0.46	0.23	0.15	0.21	0.30	0.23	-0.14	0.05	0	0.07	0.00	0.00	0.00
HTI	0.44	0.26	0.58	0.43	0.48	0.47	0.27	0.09	0.02	0.46	0.03	0.09	-0.03	0.13	0	0.00	0.00	0.00
ASC It	0.17	0.18	0.33	0.21	0.28	0.18	0.23	0.16	0.16	0.29	0.21	0.19	0.26	0.34	0.23	0	0.00	0.00
ASC F	0.38	0.43	0.56	0.48	0.55	0.42	0.58	0.44	0.56	0.54	0.60	0.42	0.50	0.53	0.64	0.16	0	0.62
ASC Ar	0.43	0.41	0.50	0.48	0.62	0.46	0.66	0.42	0.52	0.53	0.65	0.54	0.54	0.63	0.69	0.16	0.01	0

Códigos: Mex: México; NAHM: Norteamérica Holoceno medio; Pan: Panamá; Ecu: Ecuador; Per: Perú; Bras: Brasil; Bol: Bolivia; Chl: Chile; Arg: Argentina; NSPaleo: Paleoindios de Norte y Sudamérica; NAHTF: Norte de los Andes Holoceno tardío final; HTM: Holoceno temprano medio; HM: Holoceno medio; HTI: Holoceno tardío final; A SC Li: Andes Sur-centrales Intermedio Tardío; A SC F: Andes Sur-centrales Formativo; A SC Ar: Andes Sur-centrales Arcaico.

Resulta evidente que la inclusión de muestras tardías puede opacar las diferencias/similitudes entre los grupos tempranos sobre todo cuando los criterios de agrupación establecidos por otros autores no son claros. En ese sentido se realizó un Análisis de Correspondencia (AC) empleando solo grupos del Holoceno temprano/medio (ca.4000-11,000 ^{14}C AP) el cual se presenta en la figura 10.11. La representación bidimensional explica el 63% de la inercia total la cual también incluye los rasgos que influyen la distribución poblacional. En términos generales las asociaciones regionales se conservan y se evidencia una diferenciación un poco más marcada entre los grupos tempranos. En la dimensión 1 los grupos del Norte de los Andes se separan del resto lo que tal vez esté influenciado por la muestra del Holoceno medio que se aísla notablemente. Este hecho ha sido evidente en los diferentes análisis desarrollados en la presente investigación desde la morfología craneal y dental lo que refuerza algunas hipótesis propuestas aquí respecto a la divergencia ocurrida durante el Holoceno medio en el Norte de los Andes. Así mismo la muestra integrada por Paleoindios según Turner (1992) se agrupa con las muestras norteamericanas del Holoceno medio y comparten similitud con las dos muestras de los Andes sur-centrales. La dimensión 2 diferencia a la muestra HM de Colombia, los Paleoindios y Modoc del resto. Los rasgos que más influyen esta división son SSUI1, PrstLM1, WingUI1, HipUM1 y 3RLM1 que caracterizan a los grupos del Norte de los Andes y son rasgos derivados típicamente sinodontes y TDUI2, DSUI1, C6LM1, ParsUM3, C5UM1 y CarUM1 que caracterizan a Norteamérica y Andes sur-centrales que a excepción de DSUI1 y ExUM1 son rasgos menos elaborados cuyas frecuencias altas están entre grupos Euroasiáticos. A *grosso modo* puede decirse que el análisis de los grupos tempranos tiende a mostrar un patrón de diferenciación regional relativamente similar al visto en momentos posteriores es decir grupos discretos a nivel espacial. Esto podría implicar, dada su tasa baja de diferenciación, que previo a o durante su ingreso se formaron algunas de las principales diferencias a nivel dental. Esto refuerza la idea que sugiere que el poblamiento inicial del Nuevo Mundo es un fenómeno más temprano y probablemente más complejo de lo asumido usualmente. Igualmente la hipotética diferenciación previo al ingreso concuerda con lo que algunos autores desde la evidencia genética han llamado como periodo de incubamiento o *standstill* (Tamm *et al.*, 2007; Kemp *et al.*, 2007; Achilli *et al.*, 2008; Gilbert *et al.*, 2008; Rasmussen *et al.*, 2010). La cuestión de la poca diversidad biológica de los fundadores (medida aquí como ausencia de diferenciación marcada entre grupos tempranos) merece atención ya que en la actualidad muchos estudios que han abordado la evidencia morfológica para inferir aspectos del poblamiento inicial sugieren que los primeros grupos que arribaron a Beringia y posteriormente a América presentaban niveles impresionantemente altos de diversidad. No obstante si se analiza la diversidad actual de ciertos marcadores moleculares (ADNmt) en grupos Americanos a nivel de haplogrupos y haplotipos se evidencia un número mucho menor que el visto en otras regiones (v.g. 17 haplogrupos en Asia vs 5 en América), lo que ha permitido a algunos

genetistas sugerir que América es uno de los continentes más pobres en diversidad filética de linajes maternos (Bravi, 2004). Estos niveles bajos de diversidad son más evidentes cuando se analizan diferentes marcadores sobre todo del mitogenoma de individuos del Pleistoceno final tanto del Noreste de Asia como de América los cuales muestran diversidad relativamente alta en Siberia Mal'ta (MA-1) y Afontova Gora-2 (AG-2) (Raghavan *et al.*, 2013) y baja en América (Anzick-1 y Hoyo Negro) (Rasmussen *et al.*, 2014; Chatters *et al.*, 2014) lo cual sugiere por un lado que para ese momento ya se habían diferenciado los haplogrupos más comunes en Amerindios actuales y por el otro que gran parte de la diversidad se perdió previo al ingreso de la población fundadora probablemente debido a un cuello de botella. Así mismo otros autores (Pitblado, 2011), tomando en cuenta hallazgos recientes, indican que es necesario reformular el escenario de poblamiento inicial incorporando diferentes evidencias que sugieren un ingreso más temprano *i.e.* pre 11.5 ka (Waters y Stafford, 2007; Waters *et al.*, 2011; Jenkins *et al.*, 2012), vías alternas de dispersión (Miotti, 2006; O'Rurke y Raff, 2010) y poca diversidad entre los primeros grupos (Bravi, 2004; Delgado, 2012; Stojanowski *et al.*, 2013a, este estudio).

En las figuras 10.12-10.13 se presentan las frecuencias de los 12 rasgos empleados en el análisis de correspondencia (Figura, 10.11). La mayoría de grupos tempranos poseen rasgos típicos sinodontes aunque en frecuencia variable. Ver por ejemplo las altas frecuencias de rasgos típicos amerindios como incisivos en pala, doble pala y rotación bilateral que oscila entre 40 y 100% y bajas de rasgos Euroasiáticos como el tubérculo de Carabelli. A medida que nos adentramos en el Holoceno existen cambios en las frecuencias debido posiblemente a un efecto demográfico relacionado con mayor cantidad de gente expandiéndose y no necesariamente como sugiere Sutter (2005) (ver también Manabe *et al.*, 2003) debido a una supuesta "sinodontificación" (incremento de rasgos sinodontes) relacionada con una expansión démica de grupos agricultores sinodontes que reemplazaron a grupos sundadontes preexistentes. Estos resultados tampoco apoyan a otros modelos como 2CPs y FGR ya que no muestran un cambio importante en la cantidad de diversidad y de rasgos hacia la transición Holoceno temprano/medio (*ca.* 7500 AP). Debido a que en el presente estudio no se incluyeron muestras Esquimales, Aleutianas y Na-Dene los presentes resultados solo permite interpretaciones sobre la diversidad Amerindia la cual aparte fue limitada durante la expansión inicial. La idea de que la diversidad dental, debido a su bajo índice de evolución, requirió más tiempo para formar grupos regionales en América como los vistos en la presente investigación apoya parcialmente índices de expansión bajos lo que está más acorde con la teoría de colonización de paisajes vacíos (*cf* Meltzer, 2003; Hazelwood y Steele, 2003).

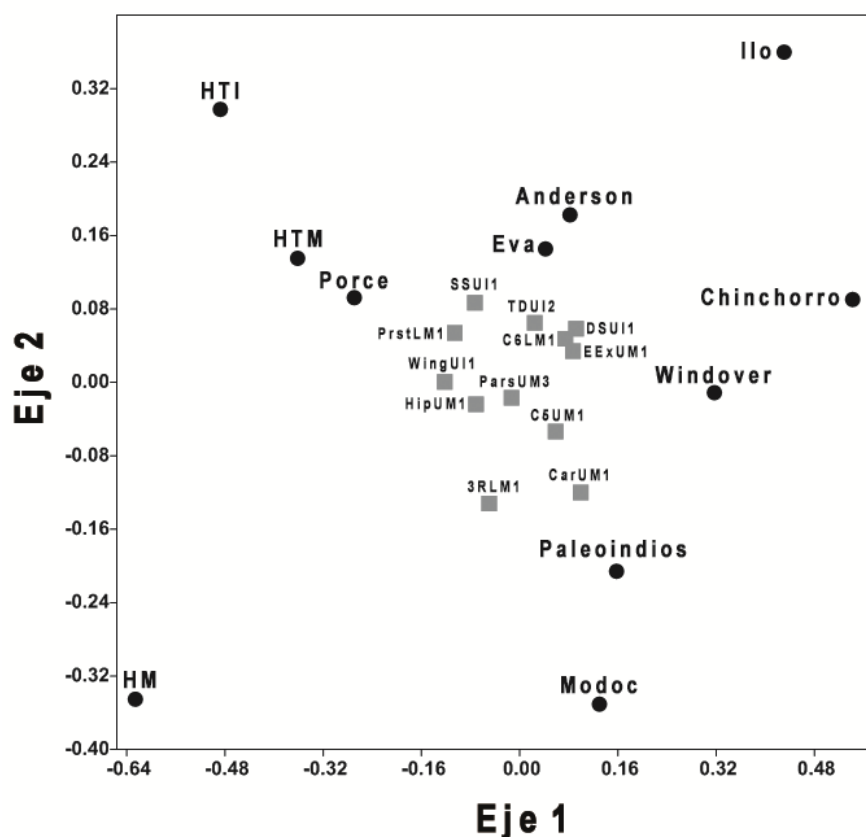


Figura 10.11. Análisis de Correspondencia (dimensión 1 42,9% y dimensión 2 20 % de la inercia) empleando frecuencias dentales de 9 grupos Americanos en el rango 4000-11,000 AP. Rasgos dentales en cuadros grises ver tablas 10.1-10.2 y figuras 10.12-10.13.

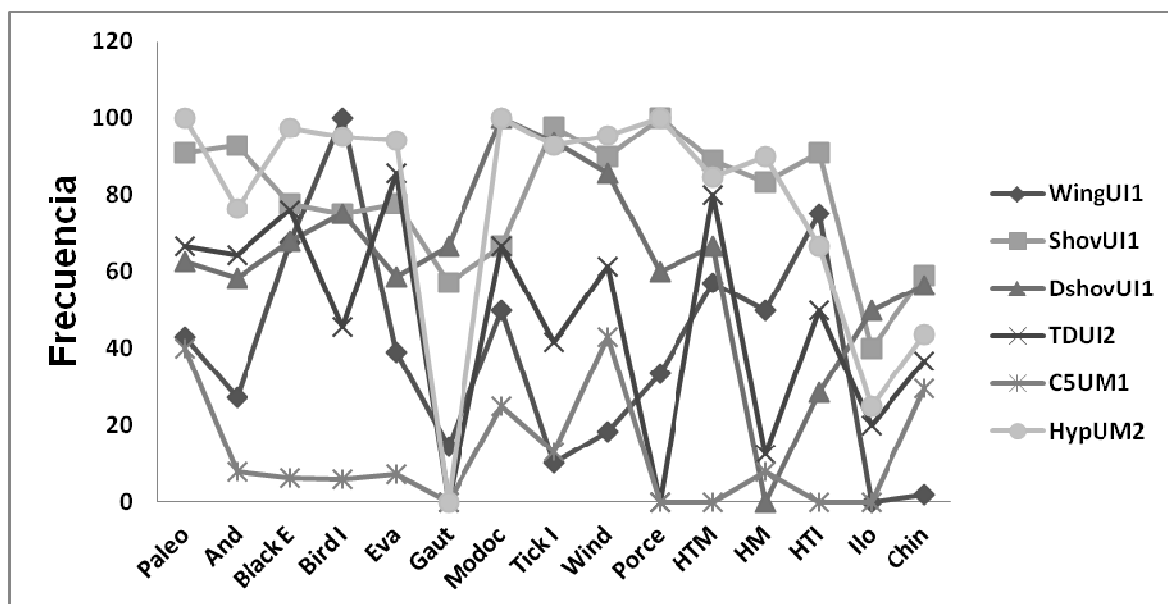


Figura 10.12. Distribución de las frecuencias de 6 rasgos dentales de los incisivos y molares superiores y en 15 muestras Americanas con cronologías entre 4000 y 11,000 ¹⁴C AP. Paleo: Paleoindios de Norte y Sudamérica; And: Anderson; Black E: Black Earth; Bird I: Bird Island; Gaut: Gauthier; Tick I: Tick Island; Wind: Windover; HTM: Holoceno Temprano/Medio; HM: Holoceno Medio; HTI: Holoceno tardío inicial; Ilo: Ilo Precerámico; Chin: Chinchorro.

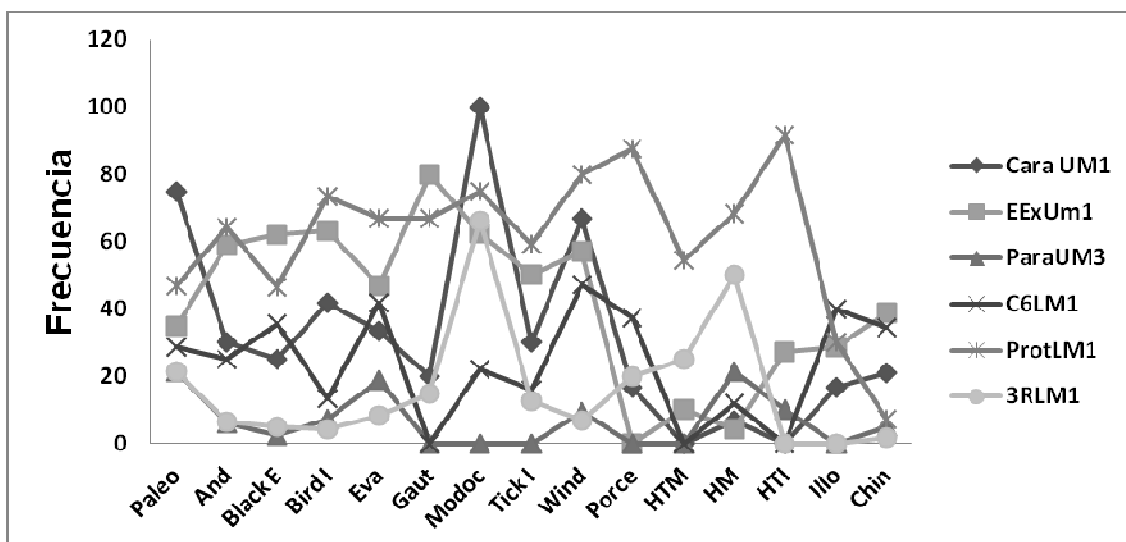


Figura 10.13. Distribución de las frecuencias de 6 rasgos dentales de los molares en 15 muestras Americanas con cronologías entre 4000 y 11,000 ¹⁴C AP. Paleo: Paleoindios de Norte y Sudamérica; And: Anderson; Black E: Black Earth; Bird I: Bird Island; Gaut: Gauthier; Tick I: Tick Island; Wind: Windover; HTM: Holoceno Temprano/Medio; HM: Holoceno Medio; HTI: Holoceno tardío inicial; Ilo: Ilo Precerámico; Chin: Chinchorro.

Finalmente, como apoyo gráfico a la discusión de la distribución espacial de la diversidad dental en las figuras 10.14 y 10.15 se presentan los mapas de interpolación de la tendencia geográfica para Sudamérica. El patrón más conspicuo que emerge del mapa del CP1 es la diferenciación entre los andes sur-centrales y el resto de grupos sudamericanos en especial del Norte de los Andes y Brasil. Los demás grupos como las muestras tempranas del Cono Sur y las tardías de Bolivia, Chile, Perú y Ecuador sugieren cierta diferenciación pero no tan marcada. Esto podría sugerir un gradiente de diferenciación este-oeste previamente visto desde otro tipo de rasgos incluyendo variantes moleculares (Tarazona dos santos *et al.*, 2001; Fuselli *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2007; Lewis *et al.*, 2007) y morfológicas (Pucciraelli *et al.*, 2006). Así mismo la interpretación del registro arqueológico según Miotti (2006) permite sugerir una doble ruta de ingreso al subcontinente que podría coincidir con el patrón dual de la diversidad dental visto. Otro aspecto interesante es que en Norteamérica otros autores han evidenciado la misma diferenciación este-oeste según la evidencia craneométrica (Pucciarelli *et al.*, 2008); genética (O'Rurke y Raff, 2010) y dental (Stojanowski *et al.*, 2013a). De acuerdo con la estructura de los autovectores del CP1 (Tabla 10.14) los grupos del Norte de los Andes y Brasil se diferenciarían del resto por rasgos como incisivos centrales en pala, doble pala, incisivos laterales con tubérculo dental, primero molar superior con hipocono, parastílo y primer molar inferior con tres raíces. Los grupos con scores positivos como cúspide 5 en el primer molar superior. Previamente Sutter (2005) resaltó la notable diferencia de los grupos de los andes sur-centrales respecto a otros grupos Amerindios. Uno de sus argumentos a favor de tal diferenciación es que la diversidad dental en América se relaciona con el ingreso de dos poblaciones fundadoras una

con rasgos sundadontes que ingreso en forma temprana y otra con rasgos sinodontes que ingresó en momentos tardíos donde los primeros serían los ancestros de algunas de las muestras más divergentes (Chinchorro e Ilo). Si bien hasta este punto no es posible descartar totalmente el ingreso de grupos con rasgos sundadontes el nivel de diferenciación es muy alto y otras fuentes de diversidad alternas podrían proponerse. Dado que no hay evidencias de la existencia de un proceso poblacional que haya causado la fijación de ciertos rasgos (cuello de botella, deriva, etc) o de presiones selectivas que hayan modificado la morfología dental la explicación más simple es que niveles altos del error interobservador causados por artefactos de los análisis dentales como por ejemplo el uso de dicotomías diferentes o de factores intrínsecos de la dentición como lo es el alto índice de desgaste dental en grupos cazadores recolectores del Holoceno medio. Recientemente Stojanowski y Johnson (2015) mostraron como los altos niveles del error intraobservador en el cálculo de frecuencias dentales entre grupos del Holoceno medio de Norteamérica están asociado al fuerte desgaste dental que produce una pérdida importante de datos y ambigüedad en el registro de ciertos rasgos que se relación con el grado de desarrollo de crestas, cúspides y tubérculo. Aparte en el mapa del CP2 se detecta una tendencia geográfica donde se resalta un gradiente o franja de diferenciación en la parte central del subcontinente que se iniciaría en Panamá e incluiría a Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil. Las muestras de los Andes sur-centrales y del norte así como con la muestra tardía del Cono Sur poseen valores negativos y se diferencian de Panamá, Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil y la muestra temprana del Cono-Sur con valores positivos. Los autovectores (Tabla 10.14) muestran que los grupos con scores positivos se distinguen del resto con rasgos como incisivos centrales en pala, parastílo en los primeros molares inferiores y tres raíces en el primer molar inferior. Por otro lado los grupos con scores negativos poseen rasgos con valores significativos como incisivos en doble pala, cúspide 5, hipocono, tubérculo de Carabelli y extensiones del esmalte en el primer molar superior y protostílido en el primer molar inferior. De acuerdo con la estructura del componente 2 y el patrón de diferenciación es posible sugerir que existen notables diferencias al norte y sur de la franja central. Es decir sugiere una posible dinámica andina bastante restringida a nivel espacial que produjo diferenciación morfológica y dada la estabilidad de los rasgos dentales dichos grupos no debieron formarse hace poco tiempo y obedecería a la distribución de la diversidad desde momentos tempranos o alternativamente a causa de fenómenos como la dispersión de la agricultura, el altitermal del Holoceno medio, entre otros. Debido a que son muestras tardías es posible que esta distribución espacial este reflejando movimientos poblacionales post-Holoceno medio que generaron contrastes al norte o sur de los Andes. Esto debe ser corroborado con otras muestras y tipos de evidencia.

Figura 10.14. Mapa de interpolación de la tendencia geográfica de la morfología dental según el componente principal 1 (CP1) en muestras de Sudamérica.

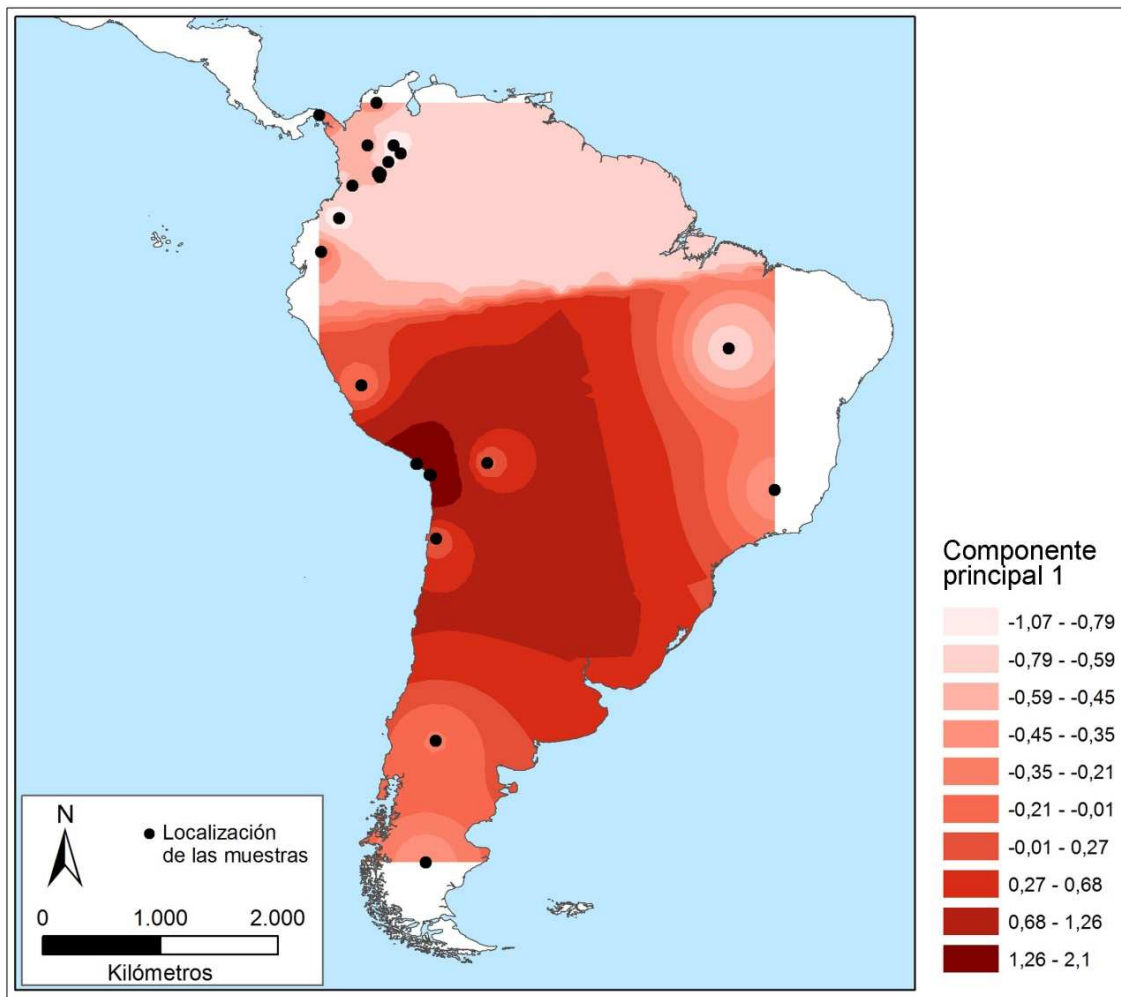
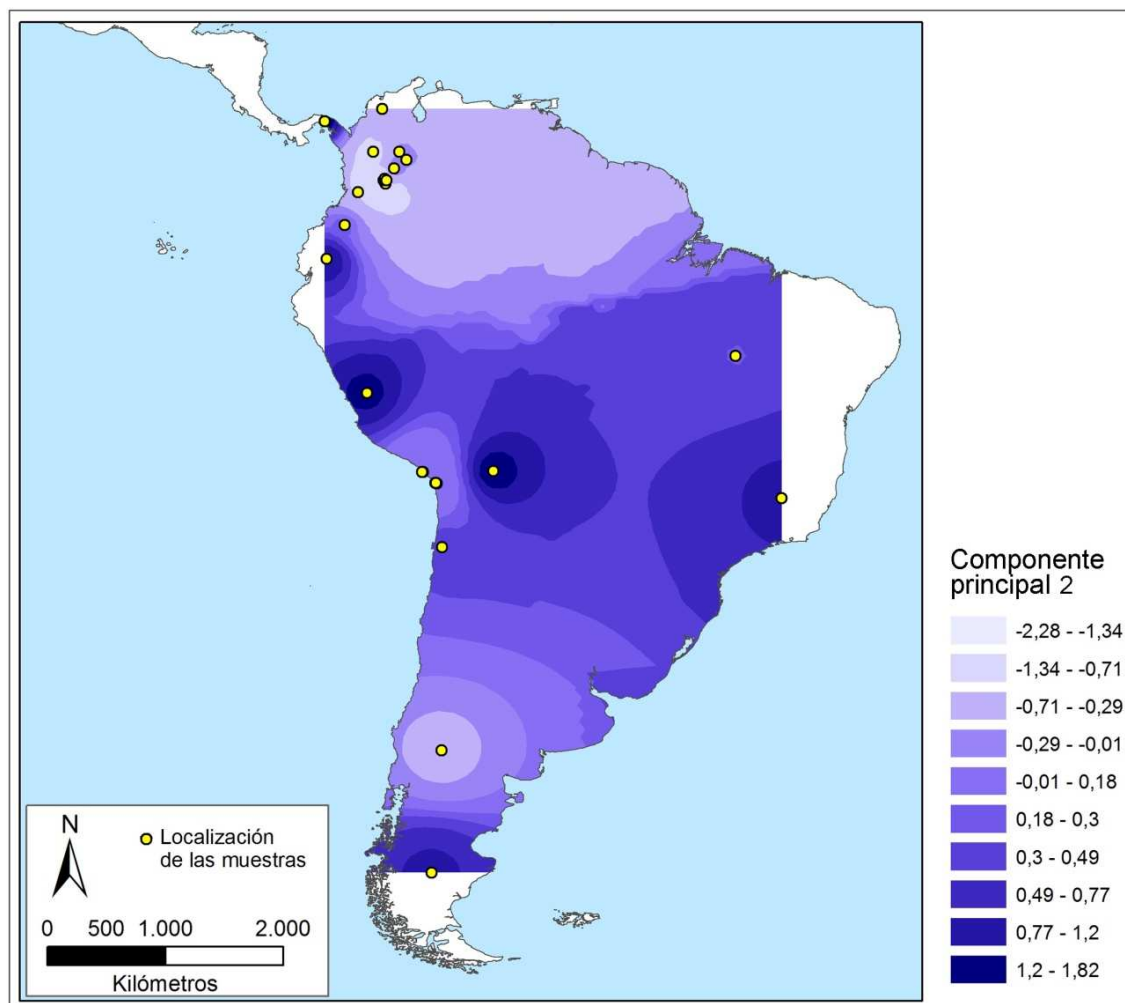


Figura 10.15. Mapa de interpolación de la tendencia geográfica de la morfología dental según el componente principal 2 (CP2) en muestras de Sudamérica.



TERCERA PARTE. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

XI DISCUSIÓN GENERAL

A lo largo de este trabajo se han mostrado los análisis y resultados de diferentes líneas de evidencia, correspondientes a medidas de variación fenotípica calculadas a partir de distintos tipos de métodos estadísticos y muestras de poblaciones humanas de la región del Noroccidente de Sudamérica que habitaron un amplio rango de escenarios ambientales, y cuya distribución temporal abarca el lapso comprendido entre el límite Pleistoceno/Holoceno y momentos previos a la conquista europea. Así mismo el registro arqueológico y paleoambiental al igual que otros indicadores bioarqueológicos relacionados con el estado de salud-enfermedad y dieta fueron incorporados en la presente discusión con el fin de interpretar holísticamente la información fenotípica generada. El objetivo principal ha sido proporcionar información sobre los patrones espaciales y temporales de variación morfológica, con el fin de realizar inferencias acerca de diferentes procesos poblacionales vinculados con el ingreso inicial de grupos humanos durante el Pleistoceno final y su posterior evolución a lo largo del Holoceno. La presente discusión general de los resultados obtenidos se articulará en relación con las hipótesis planteadas en el capítulo 5, que derivan de un modelo simple (en el sentido de incluir la menor cantidad de asunciones posibles) de poblamiento y evolución posterior de las poblaciones del área de estudio. Se espera, a partir de la aceptación provisional o eventual rechazo de dichas hipótesis, arribar a una síntesis interpretativa más ajustada de los patrones de variación fenotípica observados.

XI.1 Contrastación de hipótesis

Hipótesis 1: *Las poblaciones tempranas (i.e. Pleistoceno final/Holoceno temprano y Holoceno medio) que habitaron el Norte de los Andes derivaron de una única población fundadora, morfológicamente poco diversa, que ingresó al área a fines del Pleistoceno. Implicancia Contrastadora: Homogeneidad morfológica intramuestral e inexistencia de diferencias significativas entre muestras anteriores al Holoceno tardío de diferente procedencia geográfica (v.g. Sueva, Porce, Tequendama, Aguazuque).*

Desde el punto de vista de la morfología craneofacial, analizada tanto mediante morfometría tradicional como geométrica, los resultados obtenidos indican escasa diferenciación entre las muestras correspondientes al Holoceno temprano/medio y al Holoceno medio. Aunque hacia el Holoceno medio específicamente en el límite inferior (ca. 4000-3500 AP) se detectaron cambios que podrían estar marcando los momentos iniciales de la importante diferenciación poblacional vista posteriormente. Los CPs y las raíces canónicas muestran, consistentemente, una marcada similitud entre las muestras más antiguas, lo cual puede visualizarse en los gráficos de

dispersión, donde éstas tienden a agruparse entre sí formando un *cluster* relativamente compacto, incluso con muestras del Holoceno tardío inicial (*i.e.* anteriores al 2500 AP). Los análisis de morfometría geométrica sugieren que el patrón morfológico que caracteriza a las muestras más antiguas corresponde relativamente al que Neves y Pucciarelli (1991) definieron, a partir de técnicas morfométricas tradicionales, como paleoamericano o lo que González-José *et al.* (2008) definieron como el extremo generalizado del vector morfológico americano. El patrón morfológico detectado en los grupos tardíos (*i.e.* post-2500 AP), si bien no completamente coincidente, se asemeja al típicamente amerindio o mongoloide especializado, según los autores arriba mencionados (ver discusión de la Hipótesis 2). De manera interesante, entre los grupos más antiguos, con una economía claramente basada en la caza y en la recolección, no se halló evidencia de deformación craneana artificial, la cual parece estar asociada –al menos en Colombia- con un cambio cultural tardío vinculado con la expansión de un modo de vida agrícola (ver, asimismo, la discusión de la Hipótesis 2).

En términos de las medidas de biodistancia (distancias D^2 común y no sesgada d_{ij}^2 de Mahalanobis, y distancia Procrustes para rasgos de variación continua y MMD y D^2 de Mahalanobis para rasgos no métricos), las muestras del Holoceno temprano/medio y del Holoceno medio presentan, entre ellas, valores de distancia usualmente bajos y no significativos, lo cual implica una marcada similitud fenotípica compatible, en principio, con una estrecha relación biológica de tipo ancestro-descendiente. Aún cuando es posible que el nivel de similitud morfológica detectado dentro y entre las muestras más antiguas esté influenciado por la mayor variación encontrada en los grupos más tardíos, la distribución de los individuos más antiguos en el morfoespacio multivariado presenta un marcado grado de superposición aunque se observa en algunos casos mayor divergencia durante al Holoceno medio (ver más adelante). En general estos resultados indican que en la región de estudio los grupos tempranos estaban medianamente diferenciados fenotípicamente lo cual apoyaría la idea del ingreso de una única población fundadora poco diversa a nivel biológico.

Adicionalmente, cuando se evalúa la cantidad de diversidad por grupo cronológico en forma de índices de fijación (F_{ST}), se evidencia –en todos los análisis- que los grupos del Holoceno temprano/medio y del Holoceno medio poseen valores bajos, usualmente menores que el promedio regional y que los encontrados en los grupos tardíos post 2500 años AP. Los análisis de morfología dental, particularmente los de biodistancias y de de matrices-R, cobran especial relevancia en esta discusión, porque indican que las muestras tempranas de diferentes regiones de Colombia son morfológicamente similares entre sí, con varianzas observadas muy inferiores a las esperadas y, en promedio, inferiores a las de los grupos tardíos. En otras palabras, las muestras antiguas –independientemente de la región de donde provengan– poseen, para la mayoría de los caracteres dentales no métricos analizados, frecuencias similares y relativamente

estables a través del tiempo, lo que sugiere homogeneidad biológica compatible con su derivación a partir de poblaciones diacrónicas vinculadas entre sí por relaciones de ancestro-descendiente, originadas a partir de una única población fundadora con bajos niveles de diversidad. Aún así la muestra temprana de la Cordillera Central (Porce) no es estrictamente similar a las tempranas de la Sabana de Bogotá y sugiere cierta divergencia entre los grupos tempranos. Esta diferenciación puede estar indicado dos posibilidades la primera que efectivamente hubo mayor variación entre grupos tempranos definidos aquí como aquellos que habitaron la región de estudio previo a los 3500 años ^{14}C AP y que la diversidad biológica vista en la Sabana de Bogotá no es representativa de la variación existente en la población o poblaciones fundadoras. La segunda posibilidad indicaría que durante la expansión de la población fundadora y su división en subpoblaciones descendientes se produjeron algunas diferencias biológicas probablemente relacionadas con el pequeño tamaño poblacional (v.g. deriva génica). Estas mismas estarían reflejadas a nivel dental y producirían la divergencia vista entre Porce y la Sabana de Bogotá. El registro arqueológico sugiere diferencias importantes entre ambas regiones sobre todo a nivel tecnológico y económico ya que los grupos de la Sabana de Bogotá han sido caracterizados como cazadores-recolectores relativamente especializados con una tecnología lítica enfocada en la caza (Correal y van der Hammen, 1979; Correal, 1986 para una opinión distinta ver Nieuwenhuis, 2002) mientras que los grupos de la Cordillera Central presentan economías de amplio espectro y una tecnología enfocada en la explotación de recursos vegetales (Castillo y Aceituno, 2006; Aceituno y Loaiza, 2007, 2014, 2015; Santos *et al.*, 2015). No obstante las diferencias culturales vistas en términos económicos y tecnológicos nos informan poco sobre la diversidad biológica y solo nos permiten indicar que en ambas regiones los grupos tempranos desarrollaron sistemas adaptativos disimiles promovidos por escenarios ambientales diferentes con una oferta de recursos distinta lo cual permitiría hipotetizar en primera instancia que probablemente también hubo diferencias fenotípicas entre ambas regiones. Este resultado deja abierta la posibilidad hacia nuevas interpretaciones aunque debido a la falta de restos óseos atribuibles al Holoceno temprano/medio de regiones diferentes a la Sabana de Bogotá con la excepción de Porce las inferencias hechas sobre la cantidad de diversidad biológica y el número de poblaciones fundadoras deberían ser consideradas como preliminares hasta que nuevos análisis con un mayor número de muestras tempranas procedentes de varias regiones puedan ser llevados a cabo.

Los resultados obtenidos a partir del estudio de la evidencia morfológica ósea y dental, en referencia a las características biológicas de las poblaciones más antiguas del norte de los Andes, entran en aparente contradicción con datos genéticos y morfológicos que sugieren escenarios alternativos: a) una diversidad relativamente alta en las poblaciones fundadoras,

expresada en una serie de marcadores de herencia uni y biparental con una marcada estructuración geográfica en sentido este-oeste, implicando al menos dos poblaciones fundadoras con orígenes geográficos y tiempos de ingreso distintos (Keyeux *et al.*, 2002; Keyeux y Usaqué, 2006); b) dos poblaciones fundadoras con alta diversidad pero sin estructuración espacial (Ruiz-Linares *et al.* 1999); c) una única población fundadora altamente diversa, cuyo ingreso se dio por una ruta costera y posterior diferenciación este-oeste (Wang *et al.*, 2007) y d) dos poblaciones fundadoras bien diferenciadas morfológicamente con niveles variables de diversidad que ingresaron durante el Pleistoceno final y el Holoceno temprano respectivamente (Neves *et al.*, 2007).

A este respecto cabe considerar que la imagen del proceso de poblamiento de una región es altamente dependiente de la posición de monitoreo adoptada, *i.e.* la posición –definida tanto en términos geográficos como del tipo de evidencia considerada– desde la cual se observa a un determinado sistema que operó en el pasado (Thomas, 1983; Ames, 2000). Cada posición de monitoreo proporciona una visión diferente de un sistema –en este caso, un sistema poblacional–, influyendo en forma directa sobre el grado en que los datos informan acerca de aquello que se desea conocer (ver discusión en Barrientos, 2009: 205-208). Situar en la variación morfológica o en la genética a nivel molecular –particularmente en la correspondiente a marcadores que responden a un modelo de evolución neutral, como los microsatélites del ADN nuclear y los haplogrupos y haplotipos del ADNmt (acerca de la asunción de neutralidad selectiva de los últimos ver, sin embargo, Mishmar *et al.* 2003; Huang *et al.* 2014)- implica obtener imágenes distintas de un mismo proceso a los fines del trazado de la historia poblacional. La medida en que los rasgos morfológicos cuantitativos retienen la señal filogenética y el grado de acuerdo esperado entre los patrones de variación morfológica y molecular, constituyen temas ampliamente debatidos en la actualidad (*v.g.* Collard y Wood 2000; Rosemann 2004; Roseman y Weaver, 2007; Gilbert y Rossie, 2007; Perez *et al.* 2009) cuyos detalles resta aun clarificar en profundidad. En este sentido en la presente investigación se considera que la supuesta covariación entre distintas clases de evidencia biológica, no solamente entre la morfológica y molecular, respecto al proceso de poblamiento inicial debe ser vista con precaución.

Un factor adicional de complicación lo constituye el hecho de que, mientras los estudios morfológicos están realizados directamente sobre muestras antiguas, los estudios genéticos mencionados más arriba parten del conocimiento de los patrones de diversidad molecular actual para realizar inferencias acerca del proceso de poblamiento inicial y la evolución posterior de las poblaciones del territorio colombiano. Si bien existen herramientas inferenciales poderosas aplicables a tales datos (*v.g.* Cavalli Sforza *et al.*, 1994; Barbujani y Bertorelle, 2001; Dupanloup *et al.*, 2002; Fix, 2005; Reich *et al.*, 2012), debe tenerse en cuenta que los patrones

de diversidad actual en América están fuertemente influenciados por procesos microevolutivos y demográficos, tales como el aumento en el tamaño poblacional vinculado con la expansión del modo de vida agrícola durante el Holoceno tardío y su drástica reducción posterior, a causa de la invasión europea a partir del siglo XVI, que implicó una mortalidad a gran escala en un lapso relativamente corto, involucrando entre el 90 y el 95% de la población nativa anterior a 1492 (Denevan, 1992). Otro factor importante, cuyo impacto en los estudios filogenéticos no siempre resulta fácil de controlar metodológicamente (Reich *et al.*, 2012), lo constituye el mestizaje de los americanos nativos con inmigrantes europeos y africanos, también a partir del siglo XVI. Los estudios de ADN antiguo, tanto mitocondrial como nuclear, que representan la posibilidad de un acceso más directo a los patrones de variación genética prehispánica son excesivamente escasos (v.g. Barreto *et al.*, 2007; Casas-Vargas *et al.*, 2011) en algunos casos con importantes sesgos metodológicos (Monsalve *et al.*, 1996; Fernández, 1999; Silva *et al.*, 2008) y no han tenido, aun, un impacto significativo en la discusión del proceso de poblamiento regional, aunque están comenzando a tenerlo en la escala continental (Rasmussen *et al.*, 2014; Chatters *et al.*, 2014).

En suma, puede decirse que la evidencia morfológica disponible actualmente -considerada en conjunto- no permite rechazar con confianza la asunción más simple, que establece que el poblamiento inicial del área de estudio fue resultado del ingreso de una única población, relativamente homogénea desde un punto de vista fenotípico a nivel craneofacial (óseo y dental) y que este patrón de variación morfológica se mantuvo relativamente estable durante varios milenios. A pesar de ello es esperable a futuro que con el hallazgo de restos óseos atribuibles a momentos tempranos este escenario cambie sobre todo teniendo en cuenta la diferenciación dental entre las muestras de la Sabana de Bogotá correspondientes al Holoceno temprano/medio y Holoceno medio respecto a la muestra de Porce en la Cordillera Central (*ca.* 5000-7000 AP). Esto indicaría que la falta de disponibilidad de restos óseos tempranos de regiones aparte de la Sabana de Bogotá no permite tener aún una idea lo suficiente consolidada y fundamentada respecto de la diversidad de la(s) población(nes) fundadora(s) así como su posterior evolución y subdivisión.

Hipótesis 2: En la dimensión temporal, la variación morfológica es compatible con un modelo de cambio microevolutivo gradual a partir de una única población fundadora. Implicancia Contrastadora: Ausencia de diferencias significativas, desde el Holoceno temprano hasta momentos históricos, entre muestras adyacentes ordenadas en una secuencia según bloques temporales de duración equivalente (v.g. 3000 años ¹⁴C).

Considerando la totalidad del espectro temporal en el cual se distribuyen las muestras analizadas en este estudio, se observa un patrón de variación morfológica común -para los diferentes

indicadores considerados- desde el Holoceno temprano/medio hasta el Holoceno tardío inicial (*i.e.* desde aproximadamente 10,000 a 2500 años AP). En efecto, tanto la morfología ósea craneofacial como la morfología dental evaluada a través de rasgos no métricos, sugieren una configuración relativamente estable de rasgos que se modifica levemente hacia el Holoceno medio/tardío inicial pero notoriamente a partir de la última fase del Holoceno tardío (*i.e.* desde aproximadamente 2500 años AP).

Como ya fuera explicitado en la discusión de la Hipótesis 1, los análisis exploratorios y de biodistancias para variables continuas (craneometría tradicional) muestran un alto grado de similitud entre las muestras del Holoceno temprano/medio, del Holoceno medio y del Holoceno tardío inicial con la excepción relativa de Porce en la Cordillera Central. Sin embargo, los análisis de la diversidad craneofacial en especial la morfogeometría y la morfología dental sugieren dos aspectos importantes. El primero se relaciona con la diferenciación relativa que existe entre la muestra del Holoceno medio y las demás ubicadas cronológicamente previo a los 3500 AP. En forma consistente tanto desde las medidas de biodistancia incluyendo análisis de matrices-R como desde la dispersión de individuos en el morfoespacio multivariado los grupos que habitaron la Sabana de Bogotá durante el Holoceno medio presentan diferencias respecto a las muestras tardías y tempranas tanto en la configuración craneofacial como dental lo cual merece atención. Teniendo en cuenta esto dos preguntas válidas pueden ser formuladas ¿son estas diferencias verdaderamente profundas? y ¿cuál es la naturaleza de esta distinción a nivel morfológico?. Si bien desde la craneometría clásica resulta difícil identificar las transformaciones en forma detallada la mejor resolución de los análisis morfogeométricos (incluyendo medidas de distancia Procrustes) en términos de la detección del cambio morfológico indica que tanto la forma como el tamaño craneofacial son diferentes durante el Holoceno medio lo que podría eventualmente corresponder con cambios poblacionales (*i.e.* ingreso de grupos de otras áreas del Noroccidente de Sudamérica). En estudios anteriores el autor (Delgado, 2012ab, 2013) así como otros investigadores previamente (Ardila, 1984; Correal, 1990b; 2007 en Neves *et al.*, 2007) detectaron cambios significativos en la morfología craneofacial al igual que en la tecnología lítica, las prácticas mortuorias y la dieta en individuos pertenecientes a dicho bloque temporal. Mientras que el primer autor sugiere desde una perspectiva geográfico evolutiva que la divergencia se relaciona probablemente con expansiones desde el valle del Magdalena y retracciones/extinciones de las poblaciones de la Sabana de Bogotá promovidas por cambios ambientales y en el paisaje a causa del incremento de aridez durante el altitermal del Holoceno medio (ver Mayewski *et al.*, 2004; Walker *et al.*, 2012 y Capítulos II y VI para una discusión del cambio climático durante el Holoceno medio), los otros autores sugieren que se trata simplemente de pequeñas incursiones de cazadores-recolectores altamente móviles procedentes de tierras bajas donde el valle del Magdalena es la fuente

geográfica más probable para los grupos foráneos que arribaron durante ese momento. Si bien los cambios vistos no son menores es necesario recordar que los tamaños poblacionales y efectivos hacia el Holoceno medio no debieron ser tan altos como para causar cambios excesivamente drásticos a nivel morfológico y poblacional. Por lo tanto esta distinción en la morfología a partir del Holoceno medio puede estar marcando el inicio de una dinámica poblacional más compleja en el sentido de la circulación más activa de grupos en la región provenientes de diversas áreas y que se agudizo hacia el Holoceno tardío final momento en el cual se ve la más grande divergencia morfológica en la región respecto a otros periodos. Lo ocurrido en el Norte de los Andes durante el Holoceno medio es un buen ejemplo de una dinámica de cambio ambiental y sociocultural más compleja ocurrida a nivel continental (Barrientos y Perez, 2005; Grosjean *et al.*, 2007; Neme y Gil, 2009) en incluso global (Anderson *et al.*, 2007).

El segundo es que –dentro de este patrón común– algunos de los individuos que forman parte de la muestra del Holoceno tardío inicial presentan mayores afinidades con gran parte de los casos asignados a la muestra del Holoceno tardío final. Esto permite suponer que la transición hacia la morfología craneofacial característica del Holoceno tardío final –afín a la denominada por Neves y Pucciarelli (1991) como amerindia y por González-José *et al.* (2008) como el extremo especializado del vector morfológico americano (*i.e.* “mongoloide”)–, habría ocurrido en algún momento entre *ca.* 3000 y 2000 años AP. Los rasgos dentales también muestran algunas diferencias a nivel cronológico sobre todo en lo que respecta al incremento y disminución de algunos rasgos a lo largo del Holoceno (*i.e.* fluctuación de las frecuencias) donde se observan mayor variabilidad hacia el Holoceno tardío aunque este cambio no necesariamente se relaciona con la supuesta sinodontificación o el incremento de rasgos derivados típicamente Amerindios como lo sugieren otros autores (Rodríguez Flores y Colantonio 2013, 2015). Recién a partir de los 2500/2000 años AP se evidencian cambios notables en las frecuencias dentales lo cual está en completa concordancia con lo visto desde la evidencia craneofacial. Aparte de los cambios en frecuencia ocurridos en la mayor parte de los rasgos dentales, en momentos tardíos se adiciona también un rasgo no detectado en momentos anteriores –premolar Uto-Azteca o cresta disto-sagital (Delgado *et al.* 2010). Sin embargo hay que tener en cuenta que, al ser este rasgo de muy baja frecuencia, su probabilidad de hallazgo depende del tamaño de las muestras que, en momentos anteriores al 2000 AP, tiende a ser comparativamente bajo respecto de las más tardías. Aún así análisis de biodistancias desde rasgos dentales no-métricos y la incorporación de nuevas muestras de Ecuador (datos no mostrados en la presente investigación) permiten ahondar más en este aspecto. Según algunos autores (Scott y Turner, 1997; Turner y Scott, 2007; Delgado *et al.*, 2010) la distribución espaciotemporal de este rasgo sugiere un origen en el sudoeste de Estados Unidos y/o el Norte

de México aproximadamente hace 6000 años AP. Por lo tanto su hallazgo en muestras Muiscas tardías de la Sabana de Bogotá indicaría alguna relación entre el Noroccidente de Sudamérica y Centroamérica. En el capítulo X se muestra un análisis de biodistancias donde se incluyeron cuatro muestras de Centroamérica las cuales se asocian significativamente a las muestras Muiscas de la Sabana de Bogotá y específicamente con la muestra Portalegre donde se encontró dicho rasgo. Adicionalmente, el estudio de más de 300 individuos prehispánicos de Ecuador incluyendo la muestra temprana del complejo Las Vegas en la península de Santa Elena indica una frecuencia excepcionalmente alta de este rasgo entre grupos tardíos. Las afinidades cercanas entre muiscas de la Sabana de Bogotá y grupos centroamericanos así como la distribución espaciotemporal del rasgo indican que fue introducido a Sudamérica durante el Holoceno tardío probablemente por grupos provenientes de Centroamérica.

En conjunto y de forma muy general, los datos disponibles sugieren que, entre 10,000 y 2500 años AP, el norte de los Andes estuvo habitado por poblaciones locales descendientes de una única población fundadora, que habrían experimentado, en general, un bajo grado de diferenciación probablemente como resultado de la ausencia de aislamiento y, consecuentemente, de tasas relativamente altas de flujo génico entre ellas. Aún así la divergencia vista durante el Holoceno medio alerta sobre la posibilidad de que la impresionante dinámica de cambio vista durante el Holoceno tardío final se haya iniciado en el Holoceno medio/tardío inicial. No obstante esta hipótesis debe ser corroborada con un número mayor de muestras empleando métodos de mayor precisión en la captura de las diferencias en tamaño y forma. El cambio morfológico tardío, que involucra tanto al esqueleto craneofacial como a la dentición, parece coincidir temporalmente y en términos generales con un proceso mayor -desde un punto de vista cultural y demográfico- como es la dispersión de la agricultura intensiva en la región, particular aunque no exclusivamente centrada en el maíz, cucurbitáceas y en diferentes tubérculos de altura (Botiva, 1989; Langebaek, 1995). Si bien en diferentes sectores del territorio colombiano hay evidencias arqueológicas del consumo de maíz entre 3000 y 4000 años ^{14}C AP (Correal y Pinto, 1983; Correal, 1990b; Botiva, 1989), la señal isotópica C_4 en restos humanos procedentes de diferentes áreas de Colombia se revela clara recién a partir del 2500 AP (Cárdenas, 2002; Delgado, 2013; Delgado *et al.*, 2014). Igualmente los patrones de desgaste dental correspondientes al plano e índice indican un cambio marcado en las técnicas de procesamiento de los alimentos pre y post 2500 años AP que devela cambios de una dieta más abrasiva a una más suave. El incremento tanto de la señal isotópica C_4 como del consumo de alimentos altamente procesados está acompañado del aumento en la frecuencia de ciertas patologías orales como caries, pérdida dental antemortem, e hipoplasias del esmalte dental que en su conjunto resaltan la diferencia entre grupos eminentemente agrícolas circunscriptos al

Holoceno tardío final y cazadores-recolectores y agricultores incipientes del Holoceno temprano/medio y tardío inicial (Delgado, 2013; ver Capítulo VI de este trabajo)

La naturaleza del proceso de expansión agrícola en la región, sobre todo de la agricultura intensiva, no resulta del todo clara, pero en algunas áreas tales como el Altiplano Cundiboyacense parece haber implicado algún grado de dispersión de nuevas poblaciones (Botiva 1989; Correal 1990b; Langebaek 2000). En particular, los muisca y otros grupos chibcha-hablantes de la Cordillera Oriental, pertenecieron a un grupo de lenguas habladas por varios pueblos amerindios distribuidos -en épocas históricas- en Centro América y norte de Sudamérica, desde el noreste de Honduras hasta Colombia y el oeste de Venezuela (Lleras, 1995; Langebaek, 2000; Rodríguez Cuenca, 2001). ¿Refleja el cambio detectado en la morfología los efectos de una dispersión de poblaciones vinculada con la expansión de un modo de vida agrícola durante el Holoceno tardío, o resulta éste de la acumulación de variación debida a adaptaciones locales a factores tales como el clima y la dieta? Con el fin evaluar estas alternativas, se llevaron a cabo análisis específicos empleando dos tipos de enfoques: a) *model free*, donde se evaluó la posible relación entre la variación morfológica y posibles fuentes de variación ambiental (clima y dieta) y b) *model bound*, orientado a identificar los posibles factores evolutivos responsables de la variación fenotípica encontrada, tanto en patrón como en magnitud.

En los análisis “*model free*”, los rasgos morfológicos a nivel craneofacial y dental fueron correlacionados con diferentes fuentes probables de diversidad (variables vinculadas con el clima y la dieta). Los resultados obtenidos indican que, para la morfología craneofacial (morfometría tradicional) y para rasgos no métricos dentales, cuando se consideran todas las muestras cronológicas a la vez (*i.e.*, tempranas y tardías), no existe una correlación significativa (prueba de Mantel) entre la matriz de distancias biológicas y la matriz de distancias climáticas (que integra datos de precipitación, temperatura y altitud). Por el contrario, para las muestras tardías -las únicas que presentan una distribución geográfica amplia-, se verifica una correlación significativa entre ambas matrices para las variables continuas del esqueleto craneofacial, pero no para los rasgos no métricos dentales. Respecto de la dieta, existe para la morfología craneofacial -evaluada mediante morfometría tradicional y para todos los grupos cronológicos - una correlación significativa entre las variables de forma (CPs calculados a partir de los residuos) y tres de las cuatro variables vinculadas con la dieta ($\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$, caries y consistencia de los alimentos). En conjunto, pues, estos análisis correlacionales coinciden en mostrar que la diferenciación de las muestras del Holoceno tardío final respecto de las de períodos anteriores tiende a estar más relacionada con la dieta que con el clima. Este resultado coincide con análisis recientes sobre la relación entre morfología craneofacial y la subsistencia los cuales mostraron que a una escala global el cambio en las estrategias de subsistencia y

específicamente el cambio de una basada en la caza-recolección-pesca a otro basado en la domesticación de plantas y animales es uno de los principales factores que dirigieron la evolución craneofacial humana en un sentido geográfico en momentos post-Pleistocénicos (Noback y Harvati, 2015).

En relación con los análisis “*model bound*”, el índice Δ de divergencia de Lynch y la prueba β de Lande (datos de craneometría tradicional y geométrica) muestran que, tomadas en conjunto, la variación exhibida por las muestras cronológicas no puede ser explicada exclusivamente por la acción de factores estocásticos (mutación y deriva). A su vez, los índices de fijación F_{ST} y la matriz-R calculados con datos de craneometría tradicional y geométrica y datos dentales no métricos muestran que, en el Holoceno temprano/medio y en el Holoceno medio, la diversidad es baja lo cual sugiere, por un lado, la ocurrencia probable de deriva y, por el otro, la ausencia de un flujo génico apreciable desde poblaciones extrarregionales. La diversidad aumenta significativamente en el Holoceno tardío final, de un modo coincidente con las tendencias observadas a partir de los análisis “*model free*” arriba reseñados.

En su conjunto los análisis desde los enfoques *model free* y *model bound* cobran relevancia al indicar un mismo patrón que sugiere una efectiva asociación entre variables ambientales (clima pero fundamentalmente dieta) y la diversidad fenotípica craneofacial así como un importante incremento de la diversidad durante el Holoceno tardío. Si bien los resultados de los análisis *model bound* deber ser vistos con precaución su coherencia respecto a análisis de tipo correlacional y exploratorio indican que si bien una pequeña parte de la divergencia vista puede estar relacionada con adaptaciones surgidas en relación con la diversidad climática y de dieta, el grueso de la divergencia se explica mejor si se toma en cuenta la posibilidad del ingreso de poblaciones tardías con patrones dentales y craneofaciales muy diferentes a los vistos durante momentos tempranos (*i.e.* pre 2500 AP). Esto permite darle respuesta a la pregunta arriba formulada indicando que los profundos cambios vistos no solo a nivel biológico sino también sociocultural (Lleras, 1995) se relacionan con el ingreso de grupos agrícolas a la región durante el Holoceno tardío. Trazar el origen geográfico de los grupos que introdujeron la agricultura intensiva a la región es difícil sobre todo cuando se carece de muestras de las regiones postuladas como relevantes en el proceso entre ellas la Amazonía/Orinoquia y el Caribe Colombiano (Lleras, 1995; Langebaek, 2000). No obstante los análisis de biodistancias empleando rasgos dentales entre el norte de Sudamérica y Centroamérica así como la distribución espaciotemporal del rasgo premolar Uto-Azteca permiten sugerir como hipótesis que el origen geográfico de los grupos agrícolas que arribaron al noroccidente de Sudamérica durante el Holoceno tardío estaría en Centroamérica probablemente en México. Análisis que emplearon variantes del ADNmt sugieren que durante el Holoceno tardío hubo una expansión

chibcha desde Centroamérica hacia el norte de Sudamérica que podría coincidir con la dispersión de la agricultura aquí inferida (Melton *et al.*, 2007; Lewis *et al.*, 2007; Lewis, 2010).

A modo de resumen, puede decirse que la Hipótesis 2 debe rechazarse parcialmente, en la medida en que el cambio microevolutivo gradual a partir de una única población fundadora sólo puede defenderse para el lapso 10,000-5000/3500 años ^{14}C AP o alternativamente 10,000-2500 años ^{14}C AP inclusive, dependiendo de la posición tomada respecto a la divergencia vista durante el Holoceno medio.

Hipótesis 3: En la dimensión espacial, las poblaciones se estructuraron en función únicamente de la distancia existente entre ellas. Implicancia Contrastadora: Diferenciación entre muestras tardías –las únicas que poseen una distribución geográfica amplia- compatible con un modelo de “Aislamiento por Distancia”.

La estructuración espacial de la diversidad biológica es informadora de algunos procesos poblacionales y evolutivos incluyendo trayectorias e índices de dispersión, patrones de migración/flujo génico, incremento/disminución de la diversidad intra e interregional, existencia de barreras culturales y geográficas, etc. En la presente investigación se puso especial énfasis en el estudio de la estructura espacial de la diversidad craneofacial y dental para lo cual se emplearon varias pruebas estadísticas. Si bien en algunos análisis específicos los resultados sugieren alguna tendencia espacial en la distribución de la diversidad en general los análisis de autocorrelación espacial desde la variación craneométrica, los mapas de interpolación y la prueba de Mantel realizada para analizar la correlación entre la matriz de distancias biológicas y la matriz de distancias geográficas desde la morfología craneofacial y dental correspondientes a las distintas submuestras del Holoceno tardío final, que derivan de grupos agrícolas de distintos sectores del territorio colombiano, indican la ausencia de correlación entre la diversidad biológica y la geografía. Este hecho permite proponer un origen relativamente reciente de tales grupos, lo que sería compatible con la idea de una población que se expandió en gran parte del territorio del norte de los Andes en un lapso corto, menor al tiempo necesario para el desarrollo de una clara estructuración geográfica de la variación. Adicionalmente, el hecho de que las mayores distancias biológicas se encuentren entre los extremos polares de la distribución geográfica (v.g. Nariño en el sur y la Costa Atlántica en el norte) sugiere la existencia de una dispersión en sentido general norte-sur, concordante con el presunto origen geográfico del grupo lingüístico chibcha, situado en el área circuncaribe (Greenberg, 1956; Costela, 1995; Landaburu, 1999). En función de lo expresado precedentemente, se rechaza la Hipótesis 3.

Hipótesis 4: La variación fenotípica en Sudamérica durante el Holoceno temprano/medio es limitada y representa una única población fundadora. Implicancia Contrastadora: Baja

cantidad de variación a nivel intra e inter grupal en y entre muestras pre-4000/5000 AP procedentes del área de estudio y de otras regiones de Sudamérica.

Las discusiones sobre el primer ingreso de humanos modernos a las Américas durante el Pleistoceno final se iniciaron precisamente empleando como base análisis morfológicos de restos óseos humanos atribuidos a edades muy tempranas (Amehino, 1909; Hrdlička, 1912). Desde ese momento se puso especial atención a los restos óseos humanos -sobre todo con cronologías atribuibles al Pleistoceno final y al Holoceno temprano- como informadores de la historia y estructura poblacional en el pasado. No obstante avances recientes en antropología molecular que incluyen mejores protocolos de muestreo y técnicas de amplificación así como métodos analíticos y estadísticos más robustos y potentes incluyendo el estudio de genomas completos de individuos Norasiáticos y Americanos que vivieron durante el límite Pleistoceno/Holoceno ha desplazado el interés de la comunicad antropológica en general hacia el estudio variantes genéticas protagonistas en la discusión actual. Así de la amplia cantidad de evidencias biológicas disponibles el estudio de las moléculas se ha establecido como el enfoque más confiable para reconstruir la historia poblacional prehispánica en América a tal punto que algunos investigadores han sugerido que además de sesgos relacionados con tamaños poblacionales muy pequeños la morfología - en especial craneofacial- al ser el resultado de la deriva génica y de presiones selectivas resulta poco útil para abordar procesos complejos como la expansión humana inicial en el Nuevo Mundo y la posterior evolución poblacional (Goebel *et al.*, 2008). A pesar que el registro bioarqueológico temprano (*i.e.* transición Pleistoceno/Holoceno) es bastante incompleto, que existe un alto potencial de equifinalidad en la estimación de los procesos y que aspectos inherentes a la diversidad morfológica (varianzas ambientales relativamente altas) imprimen cierto error a las inferencias que podamos hacer sobre la historia humana, en la actualidad debido a que poseemos muy pocos datos genéticos del momento en el cual los primeros grupos arribaron (18,000-16,000 años atrás) podemos explotar el fenotipo craneofacial, dental y postcraneal de individuos tempranos y tardíos para abordar una amplia serie de aspectos relacionados con el poblamiento inicial de América.

En la presente investigación se abordaron los patrones de variación craneofacial y dental de grupos tempranos para discutir el poblamiento del subcontinente (*i.e.* Sudamérica). No obstante debido a lo escaso del registro bioarqueológico se incluyeron también restos óseos tempranos de Centro y Norte América por lo que es posible, si bien en forma muy restrictiva, hacer algunas inferencias a nivel continental respecto al primer ingreso de humanos y su evolución post-Pleistocénica. Los análisis craneofaciales iniciales que incluyeron el total del rango cronológico desde *ca.* 4000 hasta 11,000 sugirieron que las muestras del Holoceno medio tienden a diferenciarse notablemente de las tempranas lo cual podría ser interpretado como apoyo a lo sugerido por la hipótesis del FGR (*sensu* González-José *et al.*, 2008) la cual sugiere que

posterior a los ~ 7500 AP el flujo génico bidireccional entre el Noreste de Asia y América ocasionaría la dispersión de morfologías especializadas (v.g. caras anchas y planas). Si bien dicha muestra no posee el patrón especializado o derivado sugerido por dichos autores sino uno generalizado aunque notoriamente distinto del temprano es interesante que las variables que mejor la diferencian según los AFD y ACP se ubican en su totalidad en la región facial. Los análisis de biodistancias mostraron que la muestra del Holoceno medio presenta los valores de mayor diferenciación. La divergencia del Holoceno medio es importante de tener en cuenta ya que al parecer es un periodo de cambios marcados en el continente relacionados con factores ambientales básicamente fluctuaciones de temperatura y humedad así como en el incremento de aridez durante el altitermal del Holoceno medio (Mayewski *et al.*, 2004; Walker *et al.*, 2012) lo cual implicaría reordenamientos poblacionales al igual que el probable incremento en la expansión de grupos. Los factores causales de la divergencia son difíciles de comprender no obstante el patrón visto podría corresponder con la dispersión de la morfología especializada sugerida por González-José y colegas (González-José *et al.*, 2008; de Azevedo *et al.*, 2011), alternativamente con transformaciones generadas al interior del continente producto de más de 5000 años de evolución probablemente relacionadas con aspectos de la dieta y el amplio gradiente ambiental y/o con el efecto de pérdida de la diversidad (v.g. deriva génica) a causa de algunos factores climáticos (v.g. retracción y extinción poblacional).

Desde un enfoque cronológico más acotado, los análisis regionales y continentales muestran que la cantidad de diversidad durante el Holoceno temprano/medio es de escasa magnitud, ya que no se observan diferencias marcadas entre muestras ubicadas en el rango 7000-11,000 AP. En un contexto continental ocurre un fenómeno interesante cuando los individuos más antiguos de Colombia se comparan con grupos de cronologías similares, e incluso superiores, de todo el continente. Mientras que en un contexto regional presentan poca variación relativa en comparación con las muestras del Holoceno tardío, en un contexto continental presentan mayor dispersión, particularmente la del Holoceno medio. Esto nos indica que la cantidad de diversidad varía de acuerdo a la escala espacial. En efecto, los análisis craneométricos indican que tanto el tamaño geométrico como la forma alométrica varían relativamente poco a nivel continental y que las principales diferencias se dan por la divergencia de la muestra de Lagoa Santa respecto de las demás investigadas incluyendo la del norte de los Andes. Una mirada detallada a los análisis exploratorios (ACP, AFD, D^2) pone de manifiesto que la gran mayoría de muestras tempranas -representadas como nubes de puntos de casos individuales- (v.g. Cono Sur, México y Norteamérica) se superponen unas con otras y que las principales diferencias se dan entre Lagoa Santa y Colombia, a pesar que ambas muestras presentan el mismo patrón morfológico (*i.e.* paleoamericano, *sensu* Neves y Pucciarelli, 1991; ver asimismo Neves *et al.*, 2007). Esta diferencia no resulta del todo clara sobre todo teniendo en cuenta que previos

estudios han encontrado de hecho similitudes marcadas entre los individuos más tempranos del continente (Neves y Hubbe, 2005; González-José *et al.*, 2008; Hubbe *et al.*, 2009, 2010; de Azevedo *et al.*, 2011). Una explicación posible como se sugirió arriba es que los estudios mencionados al incorporar una amplia cantidad de individuos tardíos¹, que si bien son importantes de investigar sobre todo en lo que respecta al nivel de diferenciación a lo largo del Holoceno, hayan perdido resolución en el nivel de diferenciación, es decir puede que la amplia diversidad vista en momentos tardíos opaque las diferencias existentes entre grupos tempranos. Los gráficos de dispersión del ACP y AFD a pesar de mostrar una especie de dicotomía entre el Norte de los Andes y Brasil indican que la mayoría de individuos de las otras muestras de Norte, Centro y Sudamérica tienden a ser más similares con el Norte de los Andes que con Brasil lo cual revela la notable divergencia de esta última. Tanto las raíces canónicas como los autovectores indican que este patrón dicotómico está dado en un alto porcentaje por diferencias entre el esqueleto facial y la bóveda/base lo que también podría sugerir que la evolución relativamente independiente de ciertos módulos craneales este generando parte del patrón visto. En otras palabras hubo un desbalance relativo entre los diferentes módulos y su correlación/covariación (*i.e.* integración) y las transformaciones ocurridas en unas estructuras no siempre facilitaron modificaciones en otras generando así una respuesta separada (Lieberman, 2011). La notable divergencia de Brasil respecto a las otras muestras podría ser tomada como evidencia de orígenes poblacionales diferentes (Neves y Hubbe, 2005; Neves *et al.*, 2007; Hubbe *et al.*, 2009, 2010). Una hipótesis alternativa indica que la morfología divergente de Brasil representaría el extremo del vector morfológico craneofacial Americano y por lo tanto es solo una de las variantes del amplio espectro de diversidad (González-José *et al.* 2008; de Azevedo *et al.*, 2011). Sin embargo como se explica más adelante la varianza fenotípica excesivamente baja de Brasil indica que parte de la divergencia se debe probablemente a la pérdida de diversidad. En un estudio previo el autor (Delgado, 2012b) desde un enfoque biogeográfico a partir del análisis de grupos actuales y Pleistocénicos de Australia, el Este de Asia y las Américas encontró que la morfología de individuos atribuibles al Pleistoceno final de Australia y el Este de Asia se diferencia notablemente de la de los grupos recientes que habitaron esas mismas regiones y por ello la afinidad cercana entre Brasil y australianos así como con otros grupos del sureste de Asia recientes no puede indicar ninguna relación entre los Paleoamericanos y grupos modernos que se expandieron fuera de África a fines del Pleistoceno (*contra* Neves y Hubbe, 2005; Neves *et al.*, 2007; Hubbe *et al.*, 2009, 2010). Cuando se evaluó el posible papel del espacio en la estructuración de la diversidad temprana los resultados indicaron que entre el 11,000 y el 7000 AP la morfología craneofacial no se había diferenciado lo suficiente como para

¹ De hecho una posible crítica hacia dichos trabajos es que hacen una comparación muy desequilibrada en términos de tamaños muestrales de grupos tempranos y tardíos por lo cual algunas de las similitudes/diferencias pueden deberse simplemente a efectos de muestreo.

formar los patrones de aislamiento por distancia y de variación clinal vistos durante el Holoceno tardío (v.g. Perez *et al.*, 2011). En forma complementaria los mapas de interpolación tanto del tamaño geométrico como de la forma alométrica tampoco indicaron una tendencia espacial clara y en forma análoga a la falta de autocorrelación espacial la variación craneométrica mostró similitudes morfológicas entre grupos ubicados en los extremos del rango geográfico lo cual entre otras cosas sugiere probablemente una expansión relativamente rápida en dirección norte-sur a lo largo del continente. Aún así la forma de la distribución del tamaño indica cierta tendencia de diferenciación a lo largo de la costa Pacífica de Norteamérica y Atlántica en Centro y Sudamérica respecto del interior. Este patrón espacial podría corresponder con diferencias generadas por grupos al desplazarse a lo largo de las costas tal y como ha sido sugerido desde la evidencia arqueológica (Bryan, 1978; Miotti, 2006; Bueno *et al.*, 2013), genética (Wang *et al.*, 2010; Fagundes *et al.*, 2008; O'Rourke y Raff, 2010) y recientemente dental (Stojanowski *et al.*, 2013a). La hipótesis de O'Rourke y Raff (2010) es interesante de tomar en cuenta ya que sugieren aparte de la ruta Pacífica comúnmente referenciada otra alterna bordeando la costa Atlántica que también permitió el ingreso. Estos últimos autores tomando en cuenta ambas rutas sugirieron fechas de coalescencia para marcadores del *mtDNA* y Cromosoma Y entre 17.2 y 10.1 ka que están dentro de los límites cronológicos sugeridos por el registro arqueológico temprano en Norte y Sudamérica (Jenkins *et al.*, 2012; Borrero, 2015). La evidencia arqueológica indica que de hecho adaptaciones importantes al medio costero permitieron la colonización exitosa del continente siguiendo dichas rutas (Sandweiss *et al.*, 1998; Kaefer *et al.*, 1998; Erlandson *et al.*, 2011). Finalmente, los análisis de la diversidad fenotípica indicaron cantidades limitadas de varianza entre los grupos analizados donde se aprecia mayor diversidad en el Norte de los Andes durante el Holoceno medio y temprano y el cono Sur, media en Centro y Norteamérica y excesivamente baja en la muestra Brasil a pesar de ser la de mayor tamaño. Esto permitiría sugerir la existencia de procesos de reducción y/o pérdida de la diversidad en dicha muestra lo que a su vez explicaría su notable diferenciación. En otras palabras la acción de la deriva génica pudo generar parte de su divergencia morfológica tal y como ha sido mostrado en otros contextos (Skoglund *et al.*, 2014) donde cazadores-recolectores del Holoceno temprano/medio estuvieron sujetos a pérdida de la diversidad debido a su pequeño tamaño poblacional y efectivo. Así mismo cuando la evidencia craneométrica temprana se comparó con los patrones esperados bajo los supuestos de diferentes modelos una hipótesis que sugiere una única población fundadora, niveles bajos/medio de variación y diferenciación post-Holoceno medio es la que mejor explica la diversidad vista.

La evidencia dental, por otro lado, sugiere la existencia de un patrón relativamente diferente en la escala continental, ya que se observa un mayor grado de regionalización de la diversidad. Este hallazgo no concuerda con el modelo de Turner (1983, 1985, 1986, 1990), que establece

una homogeneidad básica a nivel continental, con una variación local o regional limitada. Sin embargo, cabe mencionar que debido a los criterios de conformación de las muestras a los fines de una comparación geográfica a gran escala (*i.e.* Oceanía, Sur de Asia, Eurasia y América), Turner perdió resolución para detectar diferencias importantes al interior de América. El grado de regionalización observado en la variación dental –que depende de configuraciones de rasgos evolutivamente más estables que la morfología craneofacial– sugiere un tiempo de formación superior al implicado por el modelo Clovis *first* (*i.e.* 11,500 años ^{14}C AP). Esta interpretación concuerda con el consenso actual tanto a nivel genético (Wang *et al.*, 2007; Fagundes *et al.*, 2008; Reich *et al.*, 2012; Jenkins *et al.*, 2012); morfológico craneofacial (González-José *et al.*, 2008; de Azevedo *et al.*, 2011; Hube *et al.*, 2010; Pucciarelli *et al.*, 2010); y arqueológico (Dillehay, 2000; Watters y Stafford, 2007; Goebel *et al.*, 2008; Watters *et al.*, 2011ab; Borrero, 2015). El patrón dental hallado entre las muestras tempranas es el denominado Sinodonte caracterizado por alta frecuencia de rasgos como incisivos en pala y doble pala, rotados bilateralmente, protostílido en M1, pliegue acodado del metacónido en M1, primer molar inferior con tres raíces, etc. Esto sugiere que los ancestros de los primeros americanos se encuentran en el Noreste de Asia probablemente en Siberia y Beringia como fue sugerido por Turner en sus diferentes trabajos hace varias décadas (Turner, 1986, 1991; Scott y Turner, 1997; Turner y Scott, 2007). Análisis de esqueletos descubiertos recientemente atribuibles en forma precisa al Pleistoceno final revelan una morfología dental Amerindia básica lo cual refuerzan la idea de una fuente ancestral norasiática (Owsley *et al.*, 2010; Chatters *et al.*, 2014) ampliamente apoyada por otras líneas de evidencia. Esta interpretación es muy diferente a la hecha por otros autores quienes sugirieron que parte de los primeros grupos que ingresaron al continente presentaban el patrón dental Sundadonte del sureste de Asia (Powell, 1995, 1998; Haydenblit, 1996; Sutter, 2005; Rodríguez Flores y Colantonio, 2015). Esto permitió por ejemplo a Powell (1998) y a Sutter (2005) sugerir que la evidencia dental soportaba el modelo de los dos componentes biológicos al relacionar la morfología Paleoamericana con el patrón dental Sundadonte cuyas fuentes geográficas se encuentran en el sureste de Asia. No obstante la presente investigación y una amplia serie de estudios a nivel continental (Turner, 1983, 1985, 1986, 1990; Delgado, 2012c; Stojanowski *et al.*, 2013ab; Stojanowski y Johnson, 2015) contradicen esta hipótesis mostrando que a pesar de la poca diversidad tanto los grupos que ingresaron inicialmente como las poblaciones del Holoceno tardío son morfológicamente similares a grupos del noreste de Asia.

La estructuración espacial de la diversidad dental entre grupos tempranos del subcontinente parece sugerir un gradiente de diferenciación este-oeste lo que concuerda con lo visto desde otro tipo de rasgos incluyendo variantes moleculares (Tarazona dos santos *et al.*, 2001; Fuselli *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2007; Lewis *et al.*, 2007) y morfológicas (Pucciarelli *et al.*, 2006). Así

mismo la interpretación del registro arqueológico según Miotti (2006) y Miotti y Maghin (2012) indica una doble ruta de ingreso al subcontinente que podría coincidir con el patrón dual de la diversidad dental visto. Otro aspecto interesante es que en Norteamérica otros autores han detectado la misma diferenciación este-oeste según la evidencia craneométrica (Pucciarelli *et al.*, 2008); genética (O'Rourke y Raff, 2010) y dental (Stojanowski *et al.*, 2013a). El patrón inferido sugiere una posible dinámica de expansión andina bastante restringida a nivel espacial en el subcontinente que pudo producir la marcada diferenciación morfológica vista y debido a la estabilidad de los rasgos dentales los grupos regionales no debieron formarse hace poco tiempo lo cual obedecería probablemente a la distribución de la diversidad desde momentos tempranos o alternativamente a causa de fenómenos como la dispersión de la agricultura, el altítermal del Holoceno medio, entre otros. Debido a que la mayoría de muestras que sugieren la diferenciación Andes vs periferia son tardías es posible que ésta distribución espacial esté reflejando movimientos poblacionales post-Holoceno medio que generaron contrastes al nororiente y sur de los Andes.

A *grosso modo* puede decirse que el análisis de los grupos tempranos desde la morfología dental tiende a mostrar un patrón de diferenciación acotado a nivel regional relativamente similar al visto en momentos posteriores en lo referente a la formación de grupos discretos. Esto podría implicar que dada su tasa baja de diferenciación poco antes o durante su ingreso se formaron algunas de las principales diferencias vistas a nivel dental en el continente americano. Esto refuerza la idea que sugiere que el poblamiento inicial del Nuevo Mundo es un fenómeno más temprano y probablemente más complejo de lo asumido usualmente. Igualmente la hipotética diferenciación previo al ingreso concuerda con lo que algunos autores desde la evidencia genética han llamado *standstill* o parada en Beringia previo a su ingreso al continente (Tamm *et al.*, 2007; Kemp *et al.*, 2007; Achilli *et al.*, 2008; Gilbert *et al.*, 2008; Rasmussen *et al.*, 2010). La cuestión de la poca diversidad biológica de los fundadores (inferida aquí como la ausencia de diferenciación marcada entre grupos tempranos) merece atención ya que en la actualidad muchos estudios que han abordado la evidencia morfológica para inferir aspectos del poblamiento inicial sugieren que los primeros grupos que poblaron América presentaban niveles impresionantemente altos de diversidad. No obstante una mirada detallada a la cantidad de marcadores moleculares del ADNmt en grupos Nativos Americanos actuales a nivel de haplogrupos sugiere un número mucho menor que el visto en otras regiones (p.g. 17 haplogrupos en Asia vs 4 en América más el X restringido a parte de Norteamérica). Esto ha permitido a algunos genetistas sugerir que América es uno de los continentes más pobres en diversidad filética de linajes maternos (Bravi, 2004). Estos niveles bajos de diversidad son más evidentes cuando se analizan diferentes marcadores sobre todo del mitogenoma en individuos del Pleistoceno final tanto del Noreste de Asia como de América los cuales muestran diversidad

relativamente alta en Siberia Mal'ta (MA-1) y Afontova Gora-2 (AG-2) (Raghavan *et al.*, 2013) y baja en América (Anzick-1 y Hoyo Negro) (Rasmussen *et al.*, 2014; Chatters *et al.*, 2014) lo cual sugiere por un lado que para ese momento ya se habían diferenciado los haplogrupos más comunes en Amerindios actuales y por el otro que gran parte de la diversidad se perdió previo al ingreso de la población fundadora. Así mismo otros autores (Pitblado, 2011), tomando en cuenta hallazgos recientes indican que es necesario reformular el escenario de poblamiento inicial incorporando diferentes evidencias que sugieren un ingreso más temprano *i.e.* pre 11.5 ka (Waters y Stafford, 2007; Waters *et al.*, 2011; Jenkins *et al.*, 2012), vías alternas de dispersión (Miotti, 2006; O'Rourke y Raff, 2010) y poca diversidad entre los primeros grupos (Bravi, 2004; Delgado, 2012; Stojanowski *et al.*, 2013a, este estudio).

Como se menciona arriba la imagen del proceso de poblamiento de una región es altamente dependiente de la posición de monitoreo adoptada en este caso desde la evidencia dental y/o craneofacial. Si bien ambas evidencias morfológicas son informadoras a distintos niveles de la historia poblacional existen profundas diferencias en términos de la naturaleza de la variación (continua en rasgos craneofaciales y discontinua en rasgos dentales), en las cantidades de varianza genética y ambiental expresadas en el fenotipo resultante, en la respuesta a mecanismos causales de la diversidad y en la influencia de genes específicos y de redes de interacción de genes. Teniendo en cuenta esto no es esperable una correspondencia marcada entre ambas evidencias en torno a los patrones emergidos de un mismo proceso en este caso el poblamiento inicial del continente y de la evolución poblacional posterior. Análogo a los marcadores moleculares de evolución lenta y rápida la morfología dental y craneofacial respectivamente presentan diferencias en la forma y tiempo de evolución lo cual por definición genera patrones distintos de un mismo proceso, no obstante a nivel muy general deberían ser detectables algunas coincidencias. A la luz de las diferentes hipótesis de poblamiento/microevolución mencionadas en el capítulo III la diversidad craneofacial y dental aquí investigada permite sugerir una serie de especulaciones entre ellas: una única población fundadora poco diversa proveniente de Beringia ingresó antes que 11,500 AP y que se dispersó en forma relativamente rápida por el continente según la morfología craneofacial o alternativamente en forma lenta según la morfología dental. Ambas evidencias coinciden en indicar que las rutas costeras tanto Pacífica como Atlántica pudieron ser las principales vías de expansión de los primeros grupos que arribaron y que en el subcontinente sudamericano los valles interandinos y una amplia serie de cuencas también sirvieron como vías de dispersión. Los patrones de diversidad dental sugieren una dinámica de dispersión muy restringida al interior del área Andina central y sur-central lo que produjo diferencias importantes con el oriente, norte y sur de Sudamérica. La morfología craneofacial generalizada que caracteriza a los grupos tempranos se transformó relativamente hacia el Holoceno medio donde la mayor

diferenciación en todo el continente ocurre recién hacia Holoceno tardío inicial donde se detectaron morfologías derivadas. Por otro lado la morfología dental de los grupos tempranos y tardíos indica un mismo patrón afín al denominado Sinodonte cuya configuración se transforma relativamente hacia los últimos 3000/2000 años AP. Muchas de las diferencias más evidentes en el Norte de los Andes y probablemente en otras regiones del continente tanto en la morfología dental y craneofacial se dan durante el Holoceno tardío inicial y parecen coincidir temporalmente y en términos generales con un proceso mayor -desde un punto de vista cultural y demográfico- como es la dispersión de la agricultura intensiva.

En conclusión considerando ambas líneas de evidencia en un contexto continental no es posible rechazar con un grado de confianza aceptable la Hipótesis 4 que establece que el poblamiento inicial del subcontinente fue resultado del ingreso de una única población, relativamente homogénea desde un punto de vista fenotípico a nivel craneofacial (óseo y dental).

XI.2 Hacia un modelo de poblamiento y microevolución para el Norte de los Andes

Las evidencias morfológicas analizadas en este trabajo junto con el registro arqueológico y paleoambiental así como los estudios de la diversidad genética actual y prehispánica permiten esbozar una hipótesis de trabajo para ser puesta a prueba a futuro en torno al poblamiento inicial y los patrones de diversidad durante el Holoceno.

El primer poblamiento del norte de los Andes ocurrió en algún momento hacia fines del Pleistoceno, con mayor probabilidad durante el pulso frío del stadial El Abra (11,000-10,000/9500 años ^{14}C AP), aunque no puede descartarse la ocurrencia de una fase previa, de menor visibilidad arqueológica, durante el interestadial Guantiva (*ca.* 12,500-11,000 años ^{14}C AP) (Aceituno *et al.*, 2013; Delgado *et al.*, 2015ab; Borrero, 2015) cuando el clima presentó mejoras considerables respecto a periodos pasados. Si bien no se dispone de restos óseos humanos para la fase inicial del poblamiento así como para el conjunto de evidencias arqueológicas atribuibles a ese momento, la evidencia morfológica a nivel craneofacial y dental correspondiente al Holoceno temprano/medio (10,000-7000 años ^{14}C AP), sugiere la existencia de una única población fundadora relativamente poco diversa, con un patrón morfológico craneofacial afín al denominado paleoamericano (Neves y Pucciarelli, 1991) o al extremo generalizado del vector morfológico americano (González-José *et al.*, 2008) y rasgos dentales típicamente Amerindios (Turner, 1986). El marcado incremento en la cantidad de restos óseos humanos así como en la señal arqueológica correspondiente a este periodo sugiere un importante incremento demográfico y complejización de la dinámica poblacional a nivel regional en el sentido de mayor cantidad de grupos expandiéndose por el territorio (Aceituno *et al.*, 2013; Delgado *et al.*, 2015ab). Para ese momento el registro arqueológico muestra grupos de cazadores-recolectores tempranos distribuidos por una amplia cantidad de escenarios

ambientales que integran la Sabana de Bogotá, el Valle del Magdalena, el Cauca Medio, el Valle del Cauca, el Altiplano de Popayán y la cuenca del Amazonas con una impresionante diversidad tecnológica y con diferentes tendencias económicas desde grupos relativamente especializados en fauna hasta grupos enfocados mayoritariamente en recursos vegetales con economías de amplio espectro (Correal y van der Hammen, 1977; Hurt *et al.*, 1977; Correal, 1986; Ardila, 1991; Gnecco, 2000, 2003; Gnecco y Aceituno 2006; Mora y Gnecco, 2003; Niuwenhuis, 1998, 2002; Aceituno, 2001, 2007; Aceituno y Loaiza 2007; López, 2008; Aceituno *et al.*, 2013; Delgado *et al.*, 2015ab; Borrero, 2015; Aceituno y Loaiza, 2015). Diferentes archivos polínicos indican un periodo de notable mejora climática en relación con el incremento de temperatura y humedad (van der Hammen y González, 1960; van der Hammen y Correal, 1992; Marchant *et al.*, 2001, 2002, 2004; Vélez *et al.*, 2006; Gómez *et al.*, 2007; Delgado, 2012d). La escasez de restos humanos antiguos fuera del Altiplano Cundiboyacense – así como su dispar estado de conservación– impide establecer el grado de diferenciación geográfica alcanzado por las poblaciones locales derivadas del stock fundador. No obstante las diferencias detectadas entre los grupos del Holoceno temprano/medio de las Cordilleras Central y Oriental respectivamente indican que es probable que hayan ingresado a la región más de una población fundadora o alternativamente mayor diversidad al interior de la única que arribo. En cualquier caso tomando en cuenta la evidencia morfológica disponible no es posible rechazar la hipótesis de una única población poco diversa aunque se acepta que dicho escenario puede cambiar radicalmente a futuro. El patrón probable de expansión/dispersión geográfica al interior de la región sugiere el ingreso de grupos cazadores-recolectores tempranos tanto por el interior como por las costas Pacífica y/o Atlántica que siguieron hacia el oriente (*i.e.* Venezuela) y hacia el sur empleando múltiples valles interandinos así como distintas cuencas hidrográficas. Tanto las evidencias morfológicas como el registro arqueológico y su distribución geográfica indican una dispersión inicial relativamente lenta (*i.e.* hay diferencias importantes entre los registros más tempranos en el centro y noroccidente respecto a las más tardías de la cuenca del Amazonas). El registro arqueológico del Holoceno medio y parte de la evidencia morfológica atribuible a ese mismo periodo sugieren cambios importantes que podrían estar reflejando una dinámica de expansión poblacional más intensa lo cual a su vez puede estar relacionado con transformaciones del paisaje y distribución de recursos a causa del incremento de la temperatura y aridez como lo indica la evidencia paleoambiental (Marchant *et al.*, 2002; Veléz *et al.*, 2006, Delgado, 2012a). A partir del comienzo del Holoceno tardío final (*ca.* 2500 años ¹⁴C AP), ocurre un cambio significativo en la morfología ósea craneofacial y dental, coincidente con la dispersión de la agricultura intensiva centrada, aunque no exclusivamente, en el cultivo de maíz, cucurbitáceas y frijoles (Lleras, 1995; Botiva, 1989; Langebaek, 1995; para evidencia isotópica de este proceso, ver Cárdenas, 2002; Delgado, 2013; Delgado *et al.*, 2014). Dicho cambio puede estar implicando la dispersión de una población de origen extrarregional (fundamentalmente de

chibcha-hablantes, cuyo foco se encuentra en el área circuncaribe (Greenberg, 1956; Costela, 1995; Landaburu, 1999). El grado en que tal proceso involucró difusión démica (*i.e.* dispersión de una población agrícola de mayor potencial demográfico que la local -cazadora-recolectora u horticultora-, en la cual se suceden eventos de colonización, desplazamiento, reemplazo o incorporación parcial de los grupos locales, posterior aumento demográfico y el inicio de una nueva fase dispersiva; Cavalli Sforza *et al.*, 1993; Chicki *et al.*, 2002), resta aun ser investigado.

XII. CONSIDERACIONES FINALES

El propósito de este trabajo ha sido presentar y discutir los resultados de una investigación orientada a la detección y análisis de patrones temporales y espaciales de variación morfológica -a nivel dental y craneofacial- de muestras de restos humanos procedentes del Norte de los Andes. Dicha investigación fue diseñada con el fin último de aportar información relevante para la comprensión del proceso de poblamiento, tanto a escala regional como continental.

Los resultados obtenidos permitieron evaluar un conjunto de hipótesis derivadas de un modelo simple de poblamiento, que establece un ingreso pleistocénico de una única población fundadora relativamente diversa, que se distribuye en un breve lapso por todo el territorio y que evoluciona durante el Holoceno con poco intercambio genético con grupos extrarregionales, diferenciándose con el tiempo en poblaciones locales cuya variación morfológica no posee una estructura geográfica clara. El conjunto de las evidencias obtenidas no permiten rechazar, por el momento, los aspectos esenciales del modelo, aunque se detectó una desviación significativa del mismo hacia el Holoceno medio y tardío respectivamente, coincidente con expansiones a pequeña escala en relación con eventos plaeoclimáticos y a gran escala en relación con la dispersión de la agricultura intensiva. La medida en la cual tal aparente disrupción representa los efectos de un proceso de difusión o expansión démica vinculada con la dispersión –y eventual desplazamiento, reemplazo o incorporación parcial de los grupos locales- de poblaciones extrarregionales de probable origen circuncaribeño, abre una interesante avenida de investigación a desarrollar en el futuro mediante el uso de diferentes líneas de evidencia.

En relación con el poblamiento a escala continental, la información derivada de este estudio –en particular de los análisis de la morfología ósea craneofacial- tiende a confirmar asociaciones ya realizadas por otros autores entre las muestras de Colombia con otras muestras tempranas como las de la región de Lagoa Santa, el Cono Sur o Norteamérica, indicando un bajo grado de diferenciación entre muestras regionales con edades superiores a 7000 años ^{14}C AP. Sin embargo, la evidencia dental muestra un patrón diferente, más regionalizado, que sugiere un tiempo relativamente largo de formación, lo que lleva a plantear la posibilidad de un ingreso de poblaciones fundadoras a diferentes regiones del continente más antiguo que el comúnmente aceptado. En el caso de Colombia, al menos, la existencia de fechados radiocarbónicos aislados dentro de la zona temporal correspondiente al interestadial Guantiva –cuya confiabilidad debe aún ser demostrada con mayor precisión- permite considerar esta posibilidad con algún grado de probabilidad.

Sin embargo, a pesar de la coherencia general de la información obtenida y de los interesantes problemas que se abren a partir de las líneas de indagación seguidas en este estudio, no debe perderse de vista el carácter fundamentalmente exploratorio de esta investigación. En este

sentido, se destacan dos problemas que aun no han sido abordados con la necesaria profundidad en la literatura, y que sin duda afectan a la adecuada interpretación de la evidencia morfológica. En primer lugar, el carácter de las muestras empleadas en éste y en otros estudios similares y, en segundo lugar, el problema de la equifinalidad en la conformación de los patrones de variación detectados.

En relación con el primer problema, resta aun mucho por conocer acerca de la naturaleza de los vínculos entre las propiedades de las muestras empleadas (v.g. dispersión cronológica y espacial, composición sexual y etárea, distribución de las variables morfológicas de interés) y las propiedades dinámicas de las poblaciones humanas –en rigor, linajes en evolución- de las cuales derivan. El desarrollo de modelos simulativos en los cuales puedan variarse diferentes parámetros y observarse los resultados, en términos de ciertas configuraciones estadísticas de datos, permitiría obtener una mayor comprensión acerca del significado de los patrones morfológicos detectados en relación con las características de las muestras y las propiedades de las poblaciones de las cuales éstas derivan. Del mismo modo, la posibilidad de que un mismo patrón sea causado por múltiples mecanismos alternativos o equifinalidad, es un problema que debe ser abordado desde una perspectiva simulativa. Considerada ésta como una instancia particular del método experimental, resulta apropiada para el otorgamiento de valores de probabilidad diferencial, dentro de ciertos límites, a los virtualmente infinitos de modelos mecanísticos capaces de generar los patrones observables en los datos.

Hasta tanto no se avance en el desarrollo de metodologías que permitan tratar efectivamente con los problemas arriba mencionados, la atribución de significado en términos poblacionales a muchos de los patrones de variación morfológica resultantes del estudio de muestras óseas y dentales –más allá del grado de sofisticación estadística empleado- resulta a la vez una incógnita y un desafío, que requiere ser afrontado en forma urgente. Éste es, sin dudas, uno de los aspectos más interesantes en los cuales nos encontraremos trabajando en los próximos años.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Aceituno FJ. 2001. *Ocupaciones tempranas del bosque tropical Sub-Andino en la cordillera Centro-occidental de Colombia*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Aceituno FJ. 2007. Poblamiento y variaciones culturales en la región andina del noroccidente de Suramérica en la transición Pleistoceno Holoceno. En Bayón C, Pupio A, González MI, Flegenheimer N, Frére M (Eds). *Arqueología en Las Pampas*. Sociedad Argentina de Antropología. p 15-38.
- Aceituno FJ, Loaiza N. 2007. *Domesticación del bosque en el Cauca medio colombiano entre el Pleistoceno final y el Holoceno medio*. BAR International Series. 1654.
- Aceituno FJ, Loaiza N, Delgado ME, Barrientos. 2013. The initial human settlement of Northwest South America during the Pleistocene/Holocene transition: Synthesis and perspectives. *Quaternary International* 301: 23-33.
- Aceituno FJ, Loaiza N. 2015. The role of plants in the early human settlement of Northwest South America. *Quaternary International* En prensa. Special volume. Multidisciplinary studies on the human-environment interaction during the initial peopling of the Americas Delgado M, Aceituno F, Loaiza eds.
- Achilli A, Perego UA, Bravi CM, Coble MD, Kong Q-P, et al. 2008. The Phylogeny of the Four Pan-American MtDNA Haplogroups: Implications for Evolutionary and Disease Studies. *PLOS ONE* 3: e1764.
- Ackermann RR. 1998. *A quantitative assessment of variability in the australopithecine, human, chimpanzee, and gorilla face*. PhD. Thesis. Washington University. St. Louis. USA
- Ackermann R, Cheverud J. 2002. Discerning evolutionary processes in patterns of tamarin (genus *Saguinus*) craniofacial variation. *American Journal of Physical Anthropology* 117: 260-271.
- Ackermann R. Cheverud J. 2004. Detecting genetic drift versus selection in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101: 17946-17951.
- Adams D, Collyer M, Otarola-Castillo E, Sherratt E. 2014. *Geopmorph package*. <http://cran.r-project.org/web/packages/geomorph/geomorph.pdf>.
- Adovasio JM. 1993. *The ones that will not go away: a biased view of pre-Clovis populations in the New World*. En O Soffer, ND Praslov (Eds). From Kostenki to Clovis, Upper Palaeolithic-Paleo-Indian adaptations. Plenun Publishing. P 199-218.
- Alexeev, Valeri Pavlovich. 1978. *Paleoanthropology of the world and the formation of human races*. Moscow, Nauka (en ruso).
- Amorosi T, Waters MR. 2013. *New AMS Dates, Ground Sloths Dens and Horse Meals at Fell's Cave and Pali Aike Rockshelter, from the Magallanes of Southern Chile*. Paleoamerican Odyssey. Santa Fe Nuevo Mexico.
- Ameghino. 1909. *Le Dirprothomo platensis; un précurseur de l'homme du Pliocène inférieur de Buenos Aires*. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 19: 107-209.

- Ames KM. 2000. *Kennewick Man: Cultural affiliation report*, Chapter 2: Review of the archaeological data. Report prepared for the National Park Service. <http://www.nps.gov/archeology/kennewick/ames.htm>. 4/6/13.
- Anderson D, Gillam, J. 2000. Paleoindian colonization of the Americas: implications from an examination of physiography, demography, and artifact distribution. *American Antiquity* 65: 43-66.
- Anderson D, Maasch K, Sandweiss D. 2007. *Climate change and cultural dynamics: a global perspective on Mid-Holocene transitions*. Elsevier.
- Araujo A, Neves W, Kinpnis R. 2012. Lagoa Santa Revisited: An Overview of the Chronology, Subsistence, and Material Culture of Paleoindian Sites in Eastern Central Brazil. *Latin American Antiquity* 23: 533-550.
- Ardila GI. 1984. *Chía. Un sitio precerámico en la Sabana de Bogotá*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá.
- Ardila GI. 1991. The peopling of northern South America. En R Bonichsen, KL Turmire (Eds) *Clovis: Origins and Adaptations*. Center for the Study of the First Americans. Orgeon State, Corvallis. p 261-282.
- Auerbach B. 2007. *Human skeletal variation in the new world during the Holocene: effects of climate and subsistence across geography and time*. PhD Dissertation. Johns Hopkins University.
- Auerbach B. 2012. Skeletal variation among early Holocene North American humans: implications for origins and diversity in the Americas *American Journal of Physical Anthropology* 49:525-536.
- Baylac M, Frieß M. 2005. Fourier descriptors, Procrustes superimposition, and data dimensionality: an example of cranial shape analysis in modern human populations. En D Slice (Ed). *Modern morphometrics in physical anthropology*. Springer, NY.
- Barbujani G. 2000. Geographical patterns: how to identify them, and why. *Human Biology* 72:133-153.
- Barbujani G, Bertorelle G. 2001. Genetics and the population history of Europe *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98:22-25.
- Barnosky A, Lindsey E. 2010. Timing of Quaternary megafauna extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International* 217: 10-29.
- Barreto, Guillermo, Carlos Armando Rodríguez, Yamid Braga, Melisa Quintero, Laura Hurtado, Leonardo Arias y Ernesto Rodríguez Flórez. 2007. Extracción y amplificación de ADN arqueológico de dos poblaciones prehispánicas del Suroccidente Colombiano. *International Journal of South American Archaeology*. 6: 48-59.
- Barrientos G. 1997. *Nutrición y dieta de las poblaciones aborígenes prehispánicas del sudeste de la región pampeana*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata.
- Barrientos G. 2009. El estudio arqueológico de la continuidad/discontinuidad biocultural: el caso del sudeste de la región Pampeana. En Barberena R, Borrazzo K, Borrero LA (Eds). *Perspectivas actuales en arqueología argentina*. CONICET-IMHICIHU. p 191-215.

- Barrientos G, Perez I. 2005. Was there a population replacement during the Late mid-Holocene in the southeastern Pampas of Argentina?. Archaeological evidence and paleoecological basis. *Quaternary International*. 132: 95-105.
- Barrientos G, Pucciarelli HM, Politis G, Perez S, Sardi M. 2003. The craniofacial morphology the Early-to-Middle human populations from the Pampean region Argentina: Getting a new insight into the morphological variability of Early Americans. En Miotti L, Saleme M, Flegenheimer N (Eds). *Where the South Winds Blow: Ancient evidences of Paleo South Americans*. p 69-75.
- Barrientos G, Goñi R, Zangrando A, Del Papa M, García Guraieb S, Arregui M, Negro C 2007. Human taphonomy in southern Patagonia: a view from the Salitroso lake basin (Santa Cruz, Argentina). En M.A. Gutiérrez, L. Miotti, G. Barrientos, G. Mengoni Goñalons, M. Salemme (Eds). *Taphonomy and Zooarchaeology in Argentina* BAR International Series 1601. Archaeopress, Oxford. p 187-201.
- Barse WP. 1990. Preceramic occupations in the Orinoco river valley. *Science* 250: 1388-1390.
- Batista O, Kolman CJ, Bermingham E. 1995. Mitochondrial DNA diversity in the Kuna Amerinds of Panama. *Human Molecular Genetics* 4: 921-929
- Beals KL. 1972. Head form and climatic stress. *Americas American Journal of Physical Anthropology* 37: 85-92.
- Beals KL., Smith CL. Dodd SM. 1984. Brain size, cranial morphology, climate, and time machines. *Current Anthropology* 25: 301-330.
- Bernal V, Perez I, González P, Sardi M, Pucciarelli H. 2010. Spatial patterns and evolutionary process in southern South America: a study of dental morphometric variation. *American Journal of Physical Anthropology* 142:95-104.
- Betti L. Balloux F. Amos W. Hanihara T. Manica A. 2009 Distance from Africa, not climate, explains within-population phenotypic diversity in humans. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences* 276: 809.814.
- Betti L, Balloux F, Hanihara T, Manica A. 2010. The relative role of drift and selection in shaping the human skull. *American Journal of Physical Anthropology* 141:76-82.
- Betti L. von Cramon-Taubadel N, Manica A, Lycett SJ. 2013. Global geometric morphometric analyses of the human pelvis reveal substantial neutral population history effects, even across sexes. *PLOS ONE* 8: e55909.
- Bianchi NO, Bailliet G, Bravi CM, Carnese RF, Rothhammer F et al. 1997. Origin of Amerindian Y-chromosomes as inferred by the analyses of six polymorphic markers. *American Journal of Physical Anthropology* 102:79-89.
- Biggerstaf RH. 1979. The Biology of dental genetics. *Yearbook of Physical Anthropology*. 22:215-227.
- Bird J. 1970. Paleo-Indian discoidal stones from southern South America. *American Antiquity* 35. 205-209.
- Bird J. 1988. *Travels and Archaeology in South Chile*. University of Iowa Press, Iowa.
- Boada AM. 1995. La deformación craneana como marcador de diferenciación social. *Boletín Museo del Oro*. 38-39: 135-148. Banco de la República. Bogotá.

- Boada AM. 1987. *Asentamientos indígenas en el valle de la laguna (Samacá-Boyacá)*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá.
- Bookstein F L, Chernoff B, Elder R L, Humphries, JM, Smith, GR, Strauss RE. 1985, *Morphometrics in Evolutionary Biology*. Special Publication 15, Academy of Natural Sciences Press, Philadelphia.
- Bookstein F. 1989. Principal warps: thin plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Trans Pattern Anal* 11: 567–585.
- Bookstein F. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Boom A, Mora G, Cleef, A, Hooghiemstra H., 2001. High altitude C₄ grasslands in the northern Andes: relicts from glacial conditions?. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 115: 147-160.
- Boom A, Marchant R, Hooghiemstra H, Sinninghe Damsté JS. 2002. CO₂- and temperature controlled altitudinal shifts of C₃- and C₄-dominated grasslands allows reconstructions of paleoanthrospheric pCO₂. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 177: 151-168.
- Bonato SL, Salzano FM.1997a. Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups and their implications for the peopling of the New World. *American Journal of Human Genetics* 61: 1413-1423.
- Bonato SL, Salzano FM.1997b. A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 94: 1866-1871.
- Borrero LA. 2006. Paleoindians without mammoths and archeologist without projectile points? The archaeology of the first inhabitants of the Americas. En Morrow JE, Gnecco C (eds). *Paleoindian archeology. A hemispheric perspective*. University Press of Florida. p 9-20.
- Borrero, LA. 2005 Taphonomy of Late Pleistocene Faunas at Fuego-Patagonia. *Journal of South American Earth Sciences* 20:115–20.
- Borrero, LA. 2008. Extinction of Pleistocene megamammals in South America: The lost evidence. *Quaternary International*. 185:69-74.
- Borrero, L.A. 2015. Moving: Hunter-gatherers and the cultural geography of South America. *Quaternary International*. En prensa. Special volume. Multidisciplinary studies on the human-environment interaction during the initial peopling of the Americas Delgado M, Aceituno F, Loaiza eds.
- Borrero LA, Franco NV. 1997. Early Patagonian hunter-gatherers: subsistence and technology. *Journal of Anthropological Research* 53: 219-239.
- Botiva A. 1989. La altiplanicie de Cundiboyacense. En Botiva AC (Ed). *Colombia prehispánica: regiones arqueológicas*. Bogotá. Editorial Universidad Nacional. p. 77-116.
- Botiva A 1988. Pérdida y rescate del patrimonio arqueológico nacional. *Revista de Estudiantes de Antropología UNAL*. 5: 3-35.

- Brace CL, Nellson AR, Seguchi N, Oe H, Sering L, Qifeng P, Yongyi L, Tumen D. 2001. Old World sources of the first new World human inhabitants: A comparative craniofacial view. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:10017-10022.
- Bradley B, Stanford D. 2004. The North Atlantic ice-edge corridor: a possible Paleolithic route to the New World. *World Archaeology*. 36: 459-478.
- Bravi C. 2004. *Análisis de linajes maternos en poblaciones indígenas Americanas*. Disertación Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata.
- Brigham-Grette J, Anderson P, Lozhkin A, Glushkova O. 2004. Paleoenvironmental Conditions in Western Beringia before and during the Last Glacial Maximum. En Madsen B (Ed). *Entering America. Northeast Asia and Beringia before Last Glacial Maximum*. The University of Utah press. p 29-61.
- Briceño I, Gomez A, Lozano PA, Mitchell RJ, Papiha S. 2003. *Mitochondrial variation in Colombia: study of matrilineal lineages among Amerindian tribes*. XIX Proceedings of the International Congress of Genetics. Melbourne.
- Broadbent S. 1971. Reconocimiento arqueológico de la laguna La Herrera. *Revista Colombiana de Antropología*. Vol. XV: 71-213.
- Brown P. 1999. The first modern East Asians?: another look at Upper Cave 101, Liujiang and Minatogawa 1. En Omoto K (ed): *International perspectives on the origins of the Japanese*. International Research Center for Japanese Studies, Kyoto. p 105-130.
- Bryan AL. 1973. Palaeoenvironments and cultural diversity in the late Pleistocene of South America. *Quaternary Research*. 237-253.
- Bryan AL. 1978. *Early man in America, from a Circum-Pacific perspective*. Occasional Papers 1 of the Department of Anthropology, University of Alberta, Edmonton. p 1-327.
- Bryan AL. 1986. *New evidences for the Pleistocene peopling of the Americas*. University of Maine, Orono.
- Bryan AL, Gruhn R. 1979. *The radiocarbon dates of Taima-Taima: A late Pleistocene Paleoindian kill site in Northernmost South America*. Final report of 1976 excavations. En Ochsenius, Gruhn R (eds). Coro, Venezuela: Programa CIPICS. Monografías Científicas. Universidad Francisco de Miranda. pp 53-58.
- Bryan AL, Gruhn R. 2003. Some difficulties in modeling the original peopling of the Americas. *Quaternary International* 109-110:175-179.
- Bryan AL, Casamiquela J, Cruxent JM, Gruhn R, Oschsenius C. 1978. El Jobo an mastodon kill at Taima-Taima. *Science* 200: 1275-1277.
- Buikstra G, Ubelaker D. 1994. *Standards for data collection for human skeletal remains*. Arkansas Archeological Survey Research series N° 44.
- Bueno L, Schmidt Dias A, Steele J. 2013. The Late Pleistocene/Early Holocene archaeological record in Brazil: A geo-referenced database. *Quaternary International*. 301: 74-93.
- Cabal G. 2006. *Heterogeneidad y centralización en la suela plana del Valle del Cauca: el cementerio prehispánico de Coronado*. Trabajo de grado en Antropología. Universidad del Cauca. Popayán. Colombia.

- Cadavid G, Ordoñez H. 1992. *Arqueología de salvamento en la vereda de Tajumbina, municipio de La Cruz (Nariño)*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá.
- Cadena B. 2010. *Isotopos estables, subsistencia e interpretación arqueológica: el caso de Turbará. Una perspectiva biocultural*. Tesis de Maestría Departamento de Antropología, Universidad de los Andes. Bogotá.
- Campbell L. 1986. Comment to Greenberg et al. *Current Anthropology* 27: 488.
- Capriles JM, Albarracín-Jordan J. 2013.- The earliest human occupations in Bolivia: A review of the archaeological evidence. *Quaternary International* 301:46-59.
- Cardale M, Herrera L, Rodríguez CA, Jaramillo J. 2000. Rito y ceremonia en Malagana. *Boletín de Arqueología*. 14: 3-109.
- Cárdenas F. 1996. La dieta prehispánica entre poblaciones arqueológicas Muisca. En Therrien M, Enciso B (Eds). *Bioantropología de la Sabana de Bogotá*. Instituto Colombiano de Antropología e Historia. pp 85-109.
- Cárdenas F. 2002. *Datos sobre la alimentación prehispánica en la sabana de Bogotá, Colombia*. Informes Arqueológicos (3). Instituto Colombiano de Antropología e Historia.
- Cárdenas F, Cadavid G. 1990. *Excavaciones Arqueológicas en el Bosque de Maridías*. (La Arboleda- Pasto Nariño). Informe de Investigación. ICANH, Bogotá, Colombia
- Casas-Vargas A, Gómez A, Briceño I, Díaz M, Bernal J, Rodríguez JV. 2011. High genetic diversity on a sample of Pre-Columbian bone remains from Guane territories in Northwestern Colombia. *American Journal of Physical Anthropology* 146: 637-649.
- Castillo N, Aceituno FJ, Cardona LC, Pino J, Forero JC, García. 1999. Programa de arqueología de rescate Porce II. Etapa de análisis e interpretación. Informe final. Universidad de Antioquia. Manuscrito sin publicar.
- Castillo N, Aceituno FJ, Cardona LC, Pino J, Forero JC, García D. 2000. Programa de arqueología de rescate Porce II. Etapa de análisis e interpretación. Informe Final. Empresas Públicas de Medellín-Universidad de Antioquia. Medellín. Inédito.
- Castillo N, Aceituno F.J. 2006. El bosque domesticado, el bosque cultivado: Un proceso milenar en el valle medio del Río Porce en el noroccidente Colombiano. *Latin American Antiquity* 17: 561-578.
- Castro de Gurrea, N., García, K., Izaguirre et al. 2008. *Migraciones prehispánicas en el norte de Venezuela. inferencias a partir del ADNmt*. En X Congreso de la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A. 1993. Demic expansions and human evolution. *Science* 259: 639-646.
- Cavelier I, Rodríguez C, Mora S, Herrera LF, Morcote G. 1995. No solo de caza vive el hombre: ocupación del bosque amazónico, holoceno temprano. En Cavelier I, Mora S (Eds). *Ámbito y ocupaciones tempranas de la América tropical*. ICANH-Fundación Erigai. p 27-44.

- Chamberlain, A. T. 2006. *Demography in Archaeology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chatters J, Kennet D, Asmeron Y, Kemp B, Polyak V, Nava A. et al. 2014. Late Pleistocene human skeleton and mtDNA link paleoamericans and modern Native Americans. *Science* 344: 750-754.
- Cheverud J. 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the Cranium. *Evolution* 36: 499-516.
- Cheverud J. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations, *Evolution* 42: 958-968.
- Cheverud J. 1995. Morphological integration in the Saddle-Back Tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *The American Naturalist* 145: 63-89.
- Chicki L, Nichols RA, Barbujani, G, Beaumont, MA. 2002. Y genetic data support the Neolithic demic diffusion model. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 11008-11013.
- Clark, G. A. 2004. Deconstructing the North Atlantic connection. En .MBarton, GA. Clark, D Yesner, G. Pearson (Eds). *The Settlement of the American Continent*. Tucson, AZ: University of Arizona Press. p. 103-12.
- Claude J. 2008. *Morphometrics with R*. Springer New York.
- Collard M, Wood B. 2000. How reliable are human phylogenetic hypotheses? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 5003-5006.
- Constela UA. 1995. *Sobre el estudio diacrónico de las lenguas chibchenses y su contribución al conocimiento del pasado de sus hablantes*. Boletín Museo del Oro: 38-39: 13-55.
- Correal G. 1979. *Investigaciones arqueológicas en los abrigos rocosos de Nemocón y Sueva*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá.
- Correal G. 1981. *Evidencias culturales y megafauna Pleistocénica en Colombia*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales.
- Correal G. 1984. Concepto antropométrico y etnográfico sobre los restos hallados en la Cueva La Trementina, Departamento de César. *Maguaré* 3: 89-109.
- Correal, G., 1986. Apuntes sobre el medio ambiente pleistocénico y el hombre prehistórico en Colombia. En A.L. Bryan (Ed). *New Evidence for the Pleistocene Peopling of the Americas*. Center for the Study of the Early Man. University of Main, Orono, p 115-131.
- Correal G. 1987. Excavaciones arqueológicas en Mosquera. *Revista estudiantes de antropología UNAL*. 1:13-17.
- Correal G. 1990a. Evidencias culturales durante el Pleistoceno y Holoceno de Colombia. *Revista de Arqueología Americana* 1:69-89.
- Correal G. 1990b. *Aguazuque. Evidencia de cazadores, recolectores y plantadores en la altiplanicie de la Cordillera Oriental*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá.

- Correal G, Pinto M. 1983. *Investigaciones arqueológicas en el Municipio de Zipacón, Cundinamarca*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá.
- Correal G, van der Hammen T. 1977. *Investigaciones arqueológicas en los abrigos rocosos de Tequendama. 12.000 años de historia del hombre y su medioambiente en la altiplanicie de Bogotá*. Biblioteca del Banco Popular.
- Correal G, Sotomayor H. 2003. Las calaveras enmascaradas de las momias Yuko – Yukpa (Motilonés). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*. Vol XXVII: 6-141
- Correal G, van der Hammen T, Lerman JC. 1967-1969. Artefactos líticos en abrigos rocosos de El Abra, Colombia. Informe preliminar. *Revista Colombiana de Antropología* 14:10-46.
- Correal G, Gutiérrez J, Calderón K, Villada C. 2005. Evidencias arqueológicas y megafauna en un salado del tardiglacial superior. *Boletín de Arqueología* 20: 3-58.
- Cruxent JM. 1979. *Stone and bone artifacts of Taima-Taima*. En Ochsénus, Gruhn R (Eds). Coro, Venezuela: Programa CIPICS. Monografías Científica. Universidad Francisco de Miranda. p 77-89.
- D' Amore G, Di Marco S, Tartarelli G, Bigazzi R, Sineo L. 2009. Late Pleistocene human evolution in Sicily: comparative morphometric analysis of Grotta di san Teodoro craniofacial remains. *Journal of Human Evolution*. 56: 537-550.
- Darroch JN, Mosimann. JE. 1985. Canonical and principal components of shape. *Biometrika*. 72: 241-252.
- de Azevedo S. 2013. *El proceso de mongolización en Asia y América: genética cuantitativa y poblacional aplicada al poblamiento del Nuevo Mundo*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- de Azevedo S, Nocera A, Paschetta C, Castillo L, González M y González-José R. 2011. Evaluating microevolutionary models for the early settlement of the New World: the importance of recurrent gene flow with Asia. *American Journal Physical Anthropology* 146:116-129.
- de Azevedo S, Pucciarelli HM, Lanata JL, González-José R. 2012. Identificando señales de evolución no estocástica en la morfología craneofacial de poblaciones humanas modernas. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 14: 113-129.
- Delgado Burbano ME. 2007. Diversidad dental en los homínidos de la Cueva Superior de Zhoukoudian (Norte de China) y sus implicancias para la historia poblacional del este de Asia y el poblamiento temprano de las Américas. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 9:77-104.
- Delgado Burbano M.E. 2008. Population affinities of African Colombians to Sub-Saharan Africans based on dental non-metric evidence. *Journal of Comparative Human Biology* 58: 329-356.
- Delgado Burbano, ME. 2012a. Mid and Late Holocene Population Changes at the Sabana De Bogotá (Northern South America) Inferred from Skeletal Morphology and Radiocarbon Chronology. *Quaternary International* 256:2-11.
- Delgado Burbano ME. 2012b. Dental and Craniofacial Diversity in the Northern Andes, and the Early Peopling of South America. En Miotti L, Saleme M, Flegenheimer N, Goebel T

- (Eds). *Current Research in the Pleistocene, Special Edition: Southbond, Late Pleistocene Peopling of Latin America*. Department of Anthropology, Center for the Study of the First Americans, Texas A&M University. p 33-38.
- Delgado Burbano ME. 2012c. Diversificación evolutiva y el poblamiento temprano del Noroccidente de Sur América: un análisis de la diversidad craneofacial. En Delgado M, Rosique J (eds). *Tendencias Actuales de la Bioantropología en Colombia*. Revista Colombiana de Antropología. 48: 189-232.
- Delgado Burbano ME. 2012d. Paleoeología y Poblamiento Temprano del Noroccidente de Sur América durante la Transición Pleistoceno/Holoceno (ca. 12-8 años ^{14}C AP). En Delgado M, Aceituno F (organizadores). *Estudios Multidisciplinarios sobre la interacción ser humano – medio ambiente durante el poblamiento inicial de las Americas*. IV Simposio Internacional El hombre temprano en América: Modelos de Poblamiento y Aportes desde las Territorialidades Tropicales. Pereira, Colombia.
- Delgado Burbano ME. 2012e. Patrones de diversidad morfológica y la dispersión de los humanos modernos en el Nuevo Mundo: Un análisis biogeográfico. En Delgado M (organizador). *Procesos de diversificación evolutiva y el poblamiento inicial de América*. IV Simposio Internacional El hombre temprano en América: Modelos de Poblamiento y Aportes desde las Territorialidades Tropicales. Pereira, Colombia.
- Delgado Burbano ME. 2013. *Cambios dietarios y económicos durante el holoceno temprano/medio y tardío en la Sabana de Bogotá (Colombia): un estudio de la evidencia dental e isotópica*. XVIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina. La Rioja.
- Delgado Burbano ME, Scott R, Turner GC II. 2010. The Uto-Aztecan premolar in North and South American Indians: geographic variation and genetics. *American Journal of Physical Anthropology* 140:570-578.
- Delgado Burbano ME, Langebaek C, Aristizabal L, Tykot R, Johnson K. 2014. Indicadores bioquímicos de dieta en Tibanica un poblado muisca tardío en la Sabana de Bogotá (Colombia): isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{ap}}$, $\delta^{15}\text{N}$) y elementos traza (Ba y Sr). En Luna L, Aranda C, Suby J. *Avances Recientes de la Bioarqueología Latinoamericana*. Sociedad Argentina de Antropología.
- Delgado Burbano, M., Aceituno, F.J., Loaiza N., 2015a. Multidisciplinary studies on the human-environment interaction during the initial peopling of the Americas. *Quaternary International*. Especial Volume.
- Delgado Burbano, M., Aceituno, F.J., Barrientos, G., 2015b. ^{14}C data and the early colonization of Northwest South America: a critical assessment. *Quaternary International*. En prensa. Special volume. Multidisciplinary studies on the human-environment interaction during the initial peopling of the Americas Delgado M, Aceituno F, Loaiza eds.
- Delgado Burbano ME, Ramírez L, Bedoya G, Ruiz Linares A. En prensa. Inferring ancestry using dental morphological traits and ancestral informative markers (AIMs) in a contemporary Latin American Population. *American Journal of Physical Anthropology*
- Denevan W. 1992. The Native American population in 1492. The University of Wisconsin Press.
- Derenko M, Malyarchuk B, Denisova G, Perkova M, Rogalla U, et al. 2012 Complete Mitochondrial DNA Analysis of Eastern Eurasian Haplogroups Rarely Found in Populations of Northern Asia and Eastern Europe. *PLoS ONE* 7(2): e32179.

- Dickau R, Aceituno J, Loaiza N, López C, Cano M, Herrera L, Restrepo C, Ranere A. 2015. Radiocarbon chronology of terminal Pleistocene to middle Holocene occupations in the Middle Cauca Valley, Colombia. *Quaternary International*. En prensa. Special volume. Multidisciplinary studies on the human-environment interaction during the initial peopling of the Americas Delgado M, Aceituno F, Loaiza eds.
- Dillehay T. 1997. *Monte Verde: a Late Pleistocene settlement in Chile. The archaeological Context and Interpretation* vol. 2. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Dias AS, 2003. *Sistemas de assentamento e estilo tecnológico: uma proposta interpretativa para a ocupação précolonial do alto vale do rio dos Sinos, Rio Grande do Sul*. Tesis Doctoral. Universidade de São Paulo, Brazil.
- Dias, AS, Jacobus A. 2001. The antiquity of the peopling of southern Brazil. *Current Research in the Pleistocene* 18, 17-19.
- Dillehay TD 2000. *The Settlement of the Americas. A new prehistory*. Basic Books.
- Dillehay T, Ardila G, Politis, Beltrao MC. 1992. Earliest hunter and gatherers of South America. *Journal of World Prehistory* 6: 145-204.
- Diniz-Filho JAF, Nabout JC, Campos Telles MP, Soares TN, Rangel TFLVB. 2009. A review of techniques for spatial modeling in geographical, conservation and landscape genetics. *Genetics and Molecular Biology* 32:203-211.
- Dixon J. 2001. Human colonization of the Americas: timing, technology and process. *Quaternary Sciences Review* 20:277-299.
- Dryden I, Mardia K. 1998. *Statistical shape analysis*. Chinchester: John Wiley and Sons.
- Dormann CF, McPherson J, Araujo MB. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of distributional species data: a review. *Ecography* 30:609–628.
- Domínguez C. 1988 El espacio. Historia de Colombia vol.1. Salvat, Bogotá 3-35.
- Dunpaloup I, Schneider S, Excofier L. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* 11:2571-2581.
- Erlandson JM, Rick TC, Vellanoweck R, Kenneth DJ. 2002. Anatomically modern humans, maritime voyaging, and the Pleistocene colonization of the Americas. En Jablowski N (ed). *The first Americans: The Pleistocene colonization of the New World*. San Francisco, CA. Memoirs of the Californian Academy of Sciences 27. p 59-92.
- Erlandson JM, Rick TC, Brage T, Casperson M, Culleton B, Fullfrsot B. et al. 2011. Paleoindian Seafaring, Maritime Technologies, and Coastal Foraging on California's Channel Islands. *Science* 331: 1181-1185.
- Feathers, J. et al. 2010: How old is Luzia? Luminescence dating and stratigraphic integrity at Lapa Vermelha, Lagoa Santa (Brazil). *Geoarchaeology* 25: 395-436.
- Fagundes N, Kanitz R, Eckert R, Valls A, Bogo MR, Salzano FM, Smith DG, Silva Jr, Zago MA, Ribeiro-dos-santos A, Santos SE, Petzl-Erler, Bonato SL. 2008. Mitochondrial population genomics supports a single Pre-Clovis origin with coastal route for the peopling of the Americas. *American Journal of Human Genetics* 82: 583-592.

- Fedje DW, Mackie Q, Dixon E.J, Heaton T.H. 2004. Late Wisconsin environments and archaeological visibility on the northern Northwest Coast. En D Madsen (Ed). *Entering America: Northeast Asia and Beringia before the Last Glacial Maximum*: Salt Lake City, Utah, University of Utah Press. p 97–138.
- Fenner J. 2005 Cross-cultural estimation of the human generation interval for use in genetics-based population divergence studies. *American Journal of Physical Anthropology* 128 415–423.
- Fernández C. 1999. *La arqueología molecular aplicada a la solución de problemas prehistóricos: análisis de ADN mitocondrial en momias y restos óseos prehispánicos*. Tesis de Pregrado. Departamento de Antropología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Fladmark, K.R. 1979. Routes: alternative migration corridors for early man in North America. *American Antiquity* 44: 55-69.
- Field J, Lahr M. 2006. Assessment of the Southern Dispersal: GIS-Based Analyses of Potential Routes at Oxygen Isotopic Stage 4. *Journal World Prehistory* 19: 1-45.
- Fiedel S. 2006. Points in time: establishing a precise hemispheric chronology for Paleoindian migrations. En Morrow J y Gnecco C (Eds). *Paleoindian archaeology. A hemispheric perspective*. p 21-43. University Press of Florida.
- Fiedel S. 2000. The peopling of the New World: present evidences, new theories and future directions. *Journal of Archaeological Research* 8: 39-103.
- Fix A. 2005. Rapid deployment of the five founding Amerind mtDNA haplogroups via coastal and riverine colonization. *American Journal of Physical Anthropology* 128:430-436.
- Flegenheimer N, Miotti L, Mazzia N. 2013. Rethinking early objects and landscape in the Southern Cone: fishtail point concentrations in the Pampas and Northern Patagonia. En Kraf K, Ketron C, Watters M (Eds). *Paleoamerican Odyssey*. Center for the Study of the First Americans, Texas. 359-376.
- Fontugne M. 2012. New Radiocarbon Ages of Luzia Woman, Lapa Vermelha IV Site, Lagoa Santa, Minas Gerais, Brazil. *Radiocarbon* 55: 1187-1190.
- Fox J. 1986. Comment to Greenberg et al. *Current Anthropology*. 27: 488.
- Fuselli, S., E. Tarazona-Santos, I. Dupanloup et al. 2003. Mitochondrial DNA diversity in South America and the genetic history of Andean Highlanders. *Molecular Biology and Evolution*. 20:1682–1691.
- Neme G, Gil A. 2009. Human occupation and increasing Mid-Holocene aridity. *Current Anthropology* 50: 149-163.
- Gilbert MT, Jenkins DL, Götherstrom A, Naveran N, Sanchez JJ, Hofreiter M, Thomsen PF, Binladen J, Higham TF, Yohe RM 2nd, et al. DNA from pre-Clovis human coprolites in Oregon, North America. *Science*. 2008 9 320:786-9.
- Gilbert C, Rossie J. 2007. Congruence of molecules and morphology using a narrow allometric approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 104: 11910-11914.
- Gnecco C. 1994. *The Pleistocene/Holocene boundary in the Northern Andes: an archaeological perspective*. Disertación Doctoral. Washington University.

- Gnecco C. 1999. An archaeological perspective of the Pleistocene/Holocene boundary in northern South America. *Quaternary International* 53/54: 3-9.
- Gnecco C. 2000. *Ocupación temprana de bosques tropicales de montaña*. Editorial Universidad del Cauca. Popayán.
- Gnecco C. 2003. Against ecological reductionism: late Pleistocene hunter-gatherers in the tropical forest of northern South America. *Quaternary International*. 109-110: 13-21.
- Gnecco C, Mora S. 1997. Late Pleistocene/early Holocene tropical forest occupations at San Isidro and Peña Roja, Colombia. *Antiquity*. 71: 683-690.
- Gnecco C, Aceituno J. 2006. Early humanized landscapes in Northern South America. En Morrow E, Gnecco C (Eds). *Paleoindian archaeology. A Hemispheric Perspective*. University Press of Florida. p 86-104.
- Goebel T. 1999. Pleistocene human colonization of Siberia and the peopling of the Americas: an ecological approach. *Evolutionary Anthropology*. 8: 208-22.
- Goebel T. 2004. The search for a Clovis progenitor in subarctic Siberia. En Madsen B (Ed). *Entering America. Northeast Asia and Beringia before Last Glacial Maximum*. The University of Utah press. p 311-358.
- Goebel T, Waters M, O'Rourke D. 2008. The late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science* 319: 1497-1502.
- Gómez A, Berrío J, Hooghiemstra H, Becerra M, Marchant R. 2007. A Holocene pollen record of vegetation change and impact from Pantano de Vargas, and Intra-Andean basin of Duitama, Colombia. *Review of Paleobotany and Palynology* 145: 143-157.
- Gómez-Robles A, Polly D. 2012 Morphological integration in the hominin dentition: evolutionary, developmental, and functional factors. *Evolution*. 66:1024-1043.
- González S, Huddart D, Alcantara I, Dominguez G, Bischoff J, Felstead N. 2014. Paleo-Indian Sites from the Basin of Mexico: Evidence from Stratigraphy, Tephrochronology and Dating. *Quaternary International*. En prensa. Special volume. Multidisciplinary studies on the human-environment interaction during the initial peopling of the Americas. Delgado M, Aceituno F, Loaiza eds.
- González-José R. 2003. *El poblamiento de la Patagonia. Análisis de la variación craneofacial en el contexto del poblamiento americanos*. Disertación doctoral. Universidad de Barcelona. España.
- González-José R, Dahinten SL, Luis MA, Hernández M, Pucciarelli HM. 2001. Craniometric variation and the settlement of the Americas: testing hypotheses by means of R-matrix and matrix correlation analyses *American Journal of Physical Anthropology* 116: 154-165.
- González-José R, González-Martín A, Hernández M, Pucciarelli M, Sardi M, Rosales A, van der Molen S. 2003. Craniometric evidence for Paleoamerican survival in Baja California. *Nature* 425:62-65.
- González-José R, Van Der Molen S, González-Pérez E, Hernández M. 2004. Patterns of phenotypic covariation and correlation in modern humans as viewed from morphological integration. *American Journal of Physical Anthropology* 123:69-77.

- González-José R, Neves WA, MM Lahr, González S, Pucciarelli HM, Hernández M, Correal G. 2005a. Late Pleistocene/Holocene craniofacial morphology in Mesoamerican Paleoindians: Implications for the peopling of the New World. *American Journal of Physical Anthropology* 128: 772-780.
- González-José R, Ramirez-Rozzi F, Sardi M, Martínez-Abadías N, Hernández M, Pucciarelli HM. 2005b. Functional cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *American Journal of Physical Anthropology* 128:757-771.
- González-José R, Bortolini MC, Santos FR, Bonatto SL. 2008. The peopling of the America: craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. *American Journal of Physical Anthropology* 137: 175-187.
- Goodall C. 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *J R Stat Soc B* 53:285–339.
- Gordon F, Béguelin M, Vazquez R, Cobos V, Pucciarelli H, Bernal V. 2013. El "hombre fósil de mata molle" (Neuquén, Argentina): cronología y variación craneofacial en el contexto de las poblaciones de Patagonia y Sudamérica. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 15:77-89.
- Graham J W, Cumsille, PE, Elek-Fisk E. 2003. Methods for handling missing data. En J.A. Schinka, W. F. Velicer (Eds). *Research Methods in Psychology*. Handbook of Psychology. John Wiley & Sons New York. 87-114.
- Gravel S, Zakharia F, Moreno-Estrada A, Byrnes JK, Muzzio M, et al. 2013 Reconstructing Native American Migrations from Whole-Genome and Whole-Exome Data. *PLOS GENETICS* 9: e1004023.
- Green T, Cochran D, Fenton B, Woods J, Titmus G, Tiezen L. 1998. Burial Buhl: A paleoindian women from Southern Idaho. *American Antiquity* 63: 437-456.
- Greenberg JH. 1956. Tentative Linguistic Classification of Central and South American languages. En A. Wallace (Ed.). *Men and cultures: Fifth international congress of anthropological and ethnological sciences*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press. p 791-794.
- Greenberg J, Turner CGII, Zegura SL. 1986. The settlement of the Americas: a comparison of the linguistic, dental and genetic evidence. *Current Anthropology*. 27:477-488.
- Groot AM. 1992. *Checua. Una secuencia cultura entre 8500 y 3000 años antes del presente*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá.
- Groot AM, Hooykas E. 1991. *Intento de delimitación del territorio de los grupos étnicos Pastos y Quillacingas en el Altiplano nariñense*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Santafé de Bogotá.
- Grosjean M, Santoro C, Thompson L, Núñez L, Standen V. 2007. Mid-Holocene climate and cultural change in South-Central Andes. En Anderson D, Maasch K, Sandweiss D (Eds). *Climate change and cultural dynamics: a global perspective on Mid-Holocene transitions*. Elsevier. p 51-115.
- Gruhn, R., 1979. Description of the 1976 excavations in Taima-Taima. *South American Quaternary*. 31-33.

- Gruhn R. 1992. Linguistic evidence in support the costal route of the earliest entry into the New World. *Man* 23: 77-100.
- Guglielmino-Matessi CR, Gluckman P, Cavalli-Sforza LL. 1979. Climate and evolution of skull metrics in man. *American Journal of Physical Anthropology* 50: 549-564
- Gunz P, Bookstein F, Mitteroecker P, Stadlmayr A, Seidler H, Weber G. 2009. Early modern human diversity suggest subdivided population structure and a complex out-of-Africa scenario. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 106(15):6094-6098.
- Guo J, Tian J, Yang Y, Zhou H, Hu S, Hashan A, Bahaxar N, Xu S, Weaver T, Jin L, Stoneking M, Tang K. 2014. Variation and signatures of selection on the human face. *Journal of Human Evolution* 75:143-152.
- Hair JF, Anderson RE, Tatham RL, Black WC. 1999. *Análisis Multivariante*. Prentice Hall Iberia. Madrid.
- Hamilton M, Buchanan B. 2010. Archaeological Support for the Three-Stage Expansion of Modern Humans across Northeastern Eurasia and into the America. *PLOS ONE* 8:e12472.
- Hammer Ø, Harper D, Ryan, P. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1).
- Hanihara T. 2008. Morphological variation of major human populations based on dental nonmetric traits. *American Journal of Physical Anthropology* 136:169-182.
- Hanihara T. 1991. Population prehistory of East Asia and the Pacific at the Pleistocene and Holocene: a dental and craniofacial perspective. Ph.D. dissertation. University of Tokyo. Japan.
- Hanihara T. 1992. Negritos, Australian aboriginals and the “Proto-Sundadont” dental pattern: the basic populations in East Asia .V. *American Journal of Physical Anthropology* 88:183-196.
- Harle M. 2010. *Biocultural affinities and the construction of cultural identity for the proposed Coosa chiefdom*. PhD Dissertation. Department of Anthropology, University of Knoxville.
- Harpending H.C, Jenkins, T. 1973. Genetic distance among South African populations. En M.H. Crawford, P.L. Workman (Eds). *Methods and Theories of Anthropological Genetics*. Albuquerque: University of Mexico press. p 177-199.
- Harpending HC. Ward R. 1982. Chemical systematics and human evolution. En M. Nietecki, (Ed). *Biochemical Aspects of Evolutionary Biology*. Chicago, III. University of Chicago Press. p 213-256.
- Harris EF, Sjøvold T. 2004. Calculation of Smith’s mean measure of divergence for intergroup comparisons using nonmetric data. *Dental Anthropology*. 17: 83-93.
- Harvati K. 2009. Into Eurasia: A geometric morphometric re-assessment of the Upper Cave (Zhoukoudian) specimens. *Journal of Human Evolution* 57:751-762.
- Harvati K, Weaver TD. 2006a. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *Anatomical Record* 288A:1225-1233.

- Harvati K, Weaver TD. 2006b. Reliability of cranial morphology in reconstructing Neanderthal phylogeny. En Harvati K, Harrison T (Eds). *Neanderthals revisited: new approaches and perspectives*. Dordrecht: Springer. p 239–254.
- Hazelwood L, Steele J. 2003. Spatial dynamics of human dispersals Constraints on modelling and archaeological validation. En Rockman M, Steele J (Eds). *The Colonization of Unfamiliar Landscapes: The Archaeology of Adaptation*. p 203-221.
- Haydenblit, R. 1996 Dental variation among four prehispanic Mexican populations. *American Journal of Physical Anthropology* 100: 225-246.
- Haynes VC. 1980. The Clovis culture. *Canadian Journal of Archaeology* 1:115-121.
- Herrera L, Cardale M, Archila S. 2007. *Coronado un cementerio de la cultura Malagana. Investigaciones iniciales*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá.
- Heusser, C.J. 1960. *Late-Pleistocene environments of North Pacific North America: an elaboration of late- glacial and postglacial climatic, physiographic, and biotic changes*. New York, American Geographical Society.
- Hlusko LJ, MC Mahaney. 2009. Quantitative genetics, pleiotropy, and morphological integration in the dentition of Papio hamadryas. *Evolutionary Biology* 36(1):5
- Howell DC. 2012. *Treatment of missing data*. http://www.uvm.edu/~dhowell/StatPages/More_Stuff/Missing_Data/Missing.html.
- Howells WW. 1973. *Cranial variation in Man. A study by multivariate analysis of pattern of difference among recent human populations*. Papers of the Peabody Museum. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Howells WW. 1989. *Skull shape and the map*. Papers of the Peabody Museum. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Howells WW. 1995. *Who's Who in Skulls. Ethnic Identification of Crania from Measurements*. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, vol. 82, pp. 108. Cambridge, Mass.: Peabody Museum.
- Hooghiemstra H, Cleef AM. 1995. *Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the north Andean montane forest and Páramo*. En Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests.
- Hrdlička, A. 1912. *Early man in South America*. International Congress of Americanist. Proceedings of the XVIII session. London. p 10-21.
- Hrdlička A. 1925. The origin and antiquity of the American Indians. *Annual Report of the Smithsonian Institution*. 481-494.
- Huang S, Wang C, Li H. 2014. Natural selection on human mitochondrial DNA. *Biotechnology Frontiers* 14:1-7.
- Hubbard A, Guatelli-Steinberg D, Irish J. 2015. Do nuclear DNA and dental nonmetric data produce similar reconstructions of regional population history? An example from modern coastal Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*. DOI: 10.1002/ajpa.22714.

- Hubbe M, Neves W, Amaral H, Guidón N. 2007. Brief communication: "Zuzu" strikes again--morphological affinities of the early Holocene human skeleton from Toca dos Coqueiros, Piauí, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology* 134:285-91
- Hubbe, M, Hanihara T, Harvati K. 2009. Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations. *The Anatomical Record* 292: 1720–1733.
- Hubbe M, Neves WA, Harvati K. 2010. Testing evolutionary and dispersion scenarios for the settlement of the New World. *PLOS ONE* 5:e11105.
- Hubbe M, Harvati K, Neves WA. 2011. Paleoamerican morphology in the context of European and east Asian late Pleistocene variation: implications for human dispersion into the New World. *American Journal of Physical Anthropology* 144:442–453.
- Hughen KA, Overpeck JT, Lehman SJ, Kashgarian JM, Southon R, Petersson LC. 1998. A new ¹⁴C calibration data set for the last deglaciation based on marine varves. *Radiocarbon* 40: 483-494.
- Hughes T, Townsend G. 2012. Genes for teeth — drawing inference from family data. En Townsend G, Kanazawa E, Takayama H (Eds). *New directions in dental anthropology*. Adelaide University Press.
- Hurt WR, van der Hammen T, Correal G. 1977. *The El Abra rock shelters, Sabana de Bogotá, Colombia, South America*. Occasional papers and monographs, vol 2. Bloomington Indiana University Museum.
- IGAC. 1998. *Atlas de Colombia*. El Instituto Geografico Agustin Codazzi Ministerio de Hacienda y Crédito Público, Bogotá, Colombia.
- Irish JD . 1997. Characteristic high- and low-frequency dental traits in Sub-Saharan African populations. *American Journal of Physical Anthropology* 102:455-467.
- Irish, JD, 2006. Who were the ancient Egyptians? Dental affinities among Neolithic through post dynastic peoples. *American Journal of Physical Anthropology* 129, 529–543.
- Irish, J.D. 2010. The mean measure of divergence: its utility in model-free and model-bound analyses relative to the Mahalanobis D2 distance for nonmetric traits. *American Journal of Human Biology* 22:378-395.
- Irish, J.D., Guatelli-Steinberg, D., 2003. Ancient teeth and modern human origins: An expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples. *Journal of Human Evolution* 45, 113-144.
- Jackson D, Méndez C, Seguel R, Maldonado A, Vargas G. 2007. Initial Occupation of the Pacific Coast of Chile during Late Pleistocene Times. *Current Anthropology* 48:725-731.
- Jackson D, Méndez C, Aspillaga E. 2012. Human remains directly dated to the Pleistocene-Holocene transition support a marine diet for early settlers of the coast of Chile. *Journal of Island Coast Archaeology*. 7:363-367.
- Jantz R.L, Owsley DW. 2001. Variation among early North American Crania. *American Journal of Physical Anthropology* 114 (2): 146.155.

- Jenkins D, Davis L, Stafford T, Campos P, Hockett B, Jones G. *et al.* 2012. Clovis Age Western Stemmed Projectile Points and Human Coprolites at the Paisley Caves. *Science* 337: 223-228.
- Jungers WL, Falsetti AB, Wall CE. 1995. Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology* 38: 137-161.
- Kathleen B. 2012. *New Insights on the Peopling of the New World: Analysis of Migration Waves and Ancestral Areas of the First Americans*. PhD Dissertation. Department of Anthropology, University of Tennessee, Knoxville.
- Kaefer D, deFrance S, Moseley M, Richardson J, Satterlee D, Day-Lewis A. 1998. Early maritime economy and El Niño events at Quebrada Tachahuay. *Science* 281: 1833-1835
- Kelly RL. 2003. Maybe we do know when people first came to North America; and what does it mean if we do?. *Quaternary International* 109-110: 133-146.
- Kemp BM, Malhi RS, McDonough J, Bolnick DA, Eshleman J, Rikards O. *et al.* 2007. Genetic analysis of early Holocene skeletal remains from Alaska and its implications for the settlement of the Americas. *American Journal of Physical Anthropology* 132:605-621.
- Kendall DG. 1977. The diffusion of shape. *Advan in Appl Probab* 9:428-430.
- Kendall DG. 1994. Shape manifolds, Procrustean metrics and complex projective spaces. *Bull Lond Math Soc* 16:81-121.
- Keyeux G, Usaquén W. 2006. Rutas migratorias hacia Sur América y el poblamiento de las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco deducidas a partir de estudios genéticos moleculares. En Morcote Ríos G, Mora S, Calvo CF (Eds) *Pueblos y paisajes antiguos de la selva Amazónica*. p 49-62.
- Keyeux G, Rodas C, Gelvez N, Carter D 2002. Possible migration routes into South America deduced from mtDNA studies in Colombian Amerindian populations. *Human Biology* 74: 211-233.
- Kitchen A, Miyamoto M, Mulligan C. 2008. A three stage colonization model for the peopling of the Americas. *PLOS ONE* 3(2): e1596.
- Kipnis R. 1998. Early hunter-gatherers in the Americas: perspectives from Central Brazil. *Antiquity* 72, 581e592.
- Klingenberg P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*. 11: 353-357.
- Klingenberg P. 2008. Morphological integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 39:115-132.
- Koertvelyessy T. 1972. Relationships between the frontal sinus and climatic conditions: A skeletal approach to cold adaptation. . *American Journal of Physical Anthropology* 37: 161-172.
- Konigsberg L. W. 1990. Analysis of prehistoric biological variation under a model of isolation by distance by geographic and temporal distance. *Human Biology* 62:49-70.

- Konigsberg L.W. 2006. A post-Neumann history of biological and genetic distance studies in bioarchaeology. En Buikstra J, Beck L (eds). *Bioarchaeology. The contextual analysis of human remains*. Academic Press. p 263-279.
- Lahaye C, Hernadez M, Boeda E, Felice G, Guidon N, Hoeltz S. et al. 2013. Human occupation in South America by 20,000 BC: the Toca da Tira Peia site, Piauí, Brazil. *Journal of Archeological Science* 40: 2840-2847.
- Lahr MM. 2010. Saharan Corridors and Their Role in the Evolutionary Geography of 'Out of Africa I. J.G. Fleagle et al. (eds.), Out of Africa I: The First Hominin Colonization of Eurasia, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer Science
- Lahr MM. 1995. Patterns of modern human diversification: implications for Amerindians origins. *Yearbook of Physical Anthropology* 38:163-198.
- Lahr MM. 1996. The evolution of modern human diversity. Cambridge. Cambridge University Press.
- Lahr M.M., Foley R. 1998. Towards a theory of modern human origins: geography, demography, and diversity in recent human evolution. *Yearbook of Physical Anthropology* 41, 137-176.
- L'Heureux L y T Amorosi. 2012. An Appraisal of Human Remains from Pali Aike Cave (Magallanes, Chile): Inferences about Demography and Mortuary Practices during the Early Holocene. En Miotti L, Saleme M, Flegenheimer N, Goebel T (Eds). *Current Research in the Pleistocene, Special Edition: Southbond, Late Pleistocene Peopling of Latin America*. p 45-52.
- L'Heureux, G. L. y T Amorosi. 2010. El entierro del sitio Cerro Sota (Magallanes, Chile) a más de setenta años de su excavación. *Magallania* 38(2):133-149.
- L'Heureux L y T Amorosi. 2009. El entierro 2 del sitio Cañadón Leona 5 (Región de Magallanes, Chile). Viejos huesos, nuevos datos. *Magallania* 37(2):41-55.
- L'Heureux, G. L. y R. Barberena 2008. Evidencias bioarqueológicas en Patagonia meridional: el sitio Orejas de Burro 1 (Pali Aike, Pcia. de Santa Cruz). *Intersecciones en Antropología* 9: 65-78.
- Lalueza-Fox C. 1996. Mitochondrial DNA haplogroups in four tribes from Tierra del Fuego-Patagonia: inferences about the peopling of the Americas. *Human Biology* 6: 855-871.
- Landaburu J. 1999. *Clasificación de las lenguas indígenas de Colombia*. Bogotá: Universidad de Los Andes CCELA.
- Lande R. 1976. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30: 314-334.
- Lande R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate, applied to brain: body size allometry. *Evolution* 33: 402-416.
- Lande R. 1980. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *American Naturalist* 116: 463-479
- Langebaek CH. 1995. *Arqueología regional en el territorio Muisca. Estudio de los valles de Fúquene y Susa*. University of Pittsburg. Department of Anthropology. Memoirs in Latin American Archaeology. No 9.

- Langebaek C. 2000. *Cacicazgos, orfebrería, y política prehispánica: Una perspectiva desde Colombia*. Arqueología del área Intermedia No. 2, Instituto Colombiano de Antropología e Historia, Sociedad Colombiana de Arqueología, Bogotá.
- Lughlin W. 1986. Comment to Greenberg et al. *Current Anthropology* 27:489.
- Lele S, Richtsmeier J. 2001. *An invariant approach to the statistical analysis of shapes*. Boca Raton: Chapman & Hall/CRC.
- Lewis C, Lizárraga B, Tito R *et al.* 2007. Mitochondrial DNA and the peopling of South America. *Human Biology* 79:159-178.
- Lewis CM, Long JC. 2008. Native South American genetic structure and prehistory inferred from hierarchical modeling of mtDNA. *Molecular Biology and Evolution* 25: 478–486.
- Lewis CM. 2010. Hierarchical modeling of genome-wide Short Tandem Repeat (STR) markers infers Native American prehistory. *American Journal of Physical Anthropology* 141: 281–289.
- Lieberman DE. 2008. Speculations about the selective basis for modern human craniofacial form. *Evolutionary Anthropology*. 17:55–68.
- Lieberman, DE. 2011. *The evolution of the human head*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- Lleras R. 1995. Diferentes oleadas de poblamiento en la prehistoria tardía de los Andes Orientales. *Boletín Museo del Oro* 38-39: 65-129.
- Lombardo U, Szabo K, Capriles JM, May J-H, Amelung W, et al. 2013. Early and Middle Holocene Hunter-Gatherer Occupations in Western Amazonia: The Hidden Shell Middens. *PLOS ONE* 8(8): e72746.
- López CE. 2008. *Landscape development and the evidence for early human occupation in the inter-Andean tropical lowlands of Magdalena River, Colombia*. Syllaba Press.
- Lynch M. 1990. The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation. *The American Naturalist* 136:727-741.
- Madsen DB. 2004a. Introduction. En Madsen D (Ed) *Entering America. Northeast Asia and Beringia before Last Glacial Maximum*. The University of Utah press.
- Madsen DB. 2004b. Recapitulation: The relative probabilities of Late pre-LGM or early post-LGM ages for the initial occupation of the Americas. En Madsen B (Ed). *Entering America. Northeast Asia and Beringia before Last Glacial Maximum*. The University of Utah press.
- Maggard G. 2010. *Late Pleistocene-Early Holocene colonization and regionalization in Northern Perú: Fishtail and Paiján complexes of the Lower Jequetepeque Valley*. PhD Dissertation. University of Kentucky, USA.
- Mantel N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach». *Cancer Research* 27: 209–220.
- Manabe Y, Oyamada J, Kitagawa Y, Rokutanda A, Kato K, Matsushita T. 2003. Dental morphology of Dawenkou Neolithic population in North China: implications for the origin and distribution of Sinodonty. *Journal of Human Evolution* 45: 369-380.

- Manica A, Amos W, Balloux F, Hanihara T. 2007. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation. *Nature* 448:346–348.
- Maragoni A, Camarelli D, Manzi G. 2014. Homo sapiens in the Americas. Overview of the earliest human expansion in the New World. *Journal of Anthropological Sciences* 92: 79-97.
- Marchant R, Behling H, Berrío J, Cleef A, Duivenvoorden J, Helmens K, Hooghiemstra H, Kuhry P, Melief R, Schreve-Brinkman E, van Geel B, van Reenen G, van der Hammen T. 2001. A reconstruction of Colombian biomes derived from modern pollen data along an altitudinal gradient. *Review of Palaeobotany and Palynology* 117:79-92.
- Marchant R, Behling H, Berrío J, Cleef A, Duivenvoorden J, Hooghiemstra H, Kuhry P, Melief R, Schreve-Brinkman E, van Geel B, van der Hammen T, van Reenen G, Wille M. 2002. Pollen-based biome reconstructions for Colombia at 3000, 6000, 9000, 12000, 15000 and 18000 ¹⁴C yr ago: Late Quaternary tropical vegetation dynamics. *Journal of Quaternary Science* 17:113-129.
- Marchant R, Boom A, Behling H, Hooghiemstra H, Melief B, van Geel B, van der Hammen T, Wille M. 2004a. Colombian vegetation at the Last Glacial Maximum: A comparison of model and pollen-based biome reconstructions. *Journal of Quaternary Science* 19:721-732.
- Marchant R, Behling H, Berrío J, Hooghiemstra H, van Geel B, van der Hammen T, Herrera L, Melief B, van Reenen G, Wille M. 2004b. Vegetation disturbance and human population in Colombia – a regional reconstruction. *Antiquity* 78: 828-838.
- Marroig G, Cheverud J. 2001. A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution* 55:2576-2600.
- Martin P. 1973. The discovery of America. *Science*. 179:969-974.
- Martin R, Saller K. 1957. *Lehrbuch der Anthropologie: in systematischer Darstellung mitbesonderer Berücksichtigung der anthropologischen Methoden*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, Hernández M, Klingenberg CP. 2012. Pervasive genetic integration directs the evolution of human skull shape. *Evolution* 66:1010–1023.
- Matsumura H, Hudson M. 2005. Dental perspectives of the population history of East Asia. *American Journal of Physical Anthropology* 127: 182-209.
- Mayer-Oakes WJ. 1986a. Early man projectile points and lithic technology in the Ecuador sierra. En Bryan AL (Ed). *New evidence for the peopling of the Americas*. Orono. Center for the study of the early man. University of Maine. p 133-156.
- Mayer-Oakes WJ. 1986b. El Inga: A Paleoindian site in the sierra of Norther Ecuador. *Transactions of the American Philosophical Society*. 76 (4): 1-63.
- Mayewski P, E Rohling, J C Stager, W Karlén, K A Maasch, L D Meeker, E A Meyerson, F Gasse, S van Kreveld, K Holmgren, J Lee-Thorp, G Rosqvist, F Rack, M. Staubwasser, R R Schneide, E J Steig. 2004. Holocene climate variability. *Quaternary Research* 62:243–255.

- Meltzer DJ. 1991. On “paradigms” and “paradigm bias” in controversies over human antiquity in America. En Dillehay T y Meltzer DJ (Eds). *The first Americans: Search and research*. Telford Press. p 13-52.
- Meltzer DJ. 1993. Is there a Clovis adaptation?. En Soffer O, Praslov ND (Eds) *From Kostenki to Clovis: Upper Paleolithic Paleoindian adaptations*. Plennun. New York. pp. 293-310.
- Meltzer DJ. 2003. Lessons in landscape learning: En Rockman M, Steele J (Eds). *Colonization of unfamiliar landscapes. The archaeology of adaptation*. Routledge, New Yor. p 222-241.
- Melton PE, Briceño I, Gomez A, Devor EJ, Bernal JE, Crawford MH. 2007. Biological relationships between Central and South American Chibcha speaking populations: evidence from mtDNA. *America Journal of Physical Anthropology*. 133: 753-770.
- Mena E, Reyes O, Stafford TW, Southon J. 2003. Early human remains from Baño Nuevo-1 cave, Central Patagonian Andes, Chile. *Quaternary International*. 109-110: 13-122.
- Merriwether DA, Rothhammer F, Ferrel RE. 1995. Distribution of the four founding lineage haplotypes in Native Americans suggests a single wave migration for the New World. *America Journal of Physical Anthropology* 98:411-430.
- Mesa N, Mondragón MC, Soto I, Parra MV, Duque C, Ortiz-Barrientos D. *et al.* 2000. Autosomal mtDNA, and Y-Chromosome diversity in Amerinds: Pre –and Post-Columbian patterns of gene flow in South America. *American Journal of Human Genetics* 67:1277-1286.
- Miotti L. 2006. La fachada atlántica, como puerta de ingreso alternativa de la colonización humana de América del Sur durante la transición Pleistoceno/ Holoceno. En J.C. Jiménez López et al (Eds). *2º Simposio Internacional del Hombre Temprano en América*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. p 155-188.
- Miotti L. 2003. Patagonia: a paradox for building images of the first Americans during the Pleistocene/Holocene transition. *Quaternary International*. 109-110: 147-174.
- Miotti L, Salemme M. 1999. Biodiversity, taxonomic richness and generalists-specialists economic systems in Pampa and Patagonia. *Quaternary International* 53-54: 53-68.
- Miotti L, Salemme M. 2004. Poblamiento, movilidad y territorios entre las sociedades cazadoras-recolectoras de Patagonia. *Complutum* 15: 177-206.
- Miotti L, Maghin L. 2012. South America 18,000 years ago: topographic accessibility and human spread. En: Miotti L, Salemme M, Flegenheimer N, Goebel T (Eds). *Southbound Late Pleistocene Peopling of Latin America*. Center for the Study of the First Americans. Department of Anthropology Texas A&M University. 19-23.
- Miotti L, Salemme M, Flegenheimer N. 2003. *Where the south winds blow: ancient evidences of Pale South Americans*. Center for the Study of the First Americans. Texas A&M University.

- Mishmar D, Ruiz-Pesini E, Golik P, Macaulay V, Clark A, Hosseini S. *et al.* 2003. Natural selection shaped regional mtDNA variation in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:171-176.
- Monsalve MV, Cárdenas F, Guhl F, Delaney AD, Devine DV. 1996. Phylogenetic analysis in South American mummies. *Annals of Human Genetics* 60: 293-303.
- Mora, G., Pratt, L.M., 2002. Carbon isotopic evidence from paleosols for mixed C3/C4 vegetation in the Sabana de Bogotá basin, Colombia. *Quaternary Science Review* 21: 985-995.
- Mora S, Gnecco C. 2003. Archaeological hunter-gatherers in tropical rainforests: a view from Colombia En J. Mercader (Ed.) *Under the Canopy: the Archaeology of Tropical Rain Forests*. Rutgers University Press, New Brunswick. p 271–290.
- Morcote RG. Amazonia año 10,000. En Delgado M, Aceituno F (organizadores). *Estudios Multidisciplinarios sobre la interacción ser humano – medio ambiente durante el poblamiento inicial de las Americas*. IV Simposio Internacional El hombre temprano en América: Modelos de Poblamiento y Aportes desde las Territorialidades Tropicales. Pereira, Colombia.
- Morcote RG, Cabrera D, Mahech CE, Franky C, Cavellier I. 1998. Las palmas entre los grupos cazadores recolectores de la Amazonia colombiana. *Caldasia* 20:57-74.
- Morcote, R.G., Aceituno F, León T. 2014. Recolectores del Holoceno temprano en la floresta Amazónica Colombiana. En Rostain S (Ed). *Antes de Orellana. Actas del 3er Encuentro Internacional de Arqueología Amazónica*. Instituto Francés de Estudios Andinos. Quito, Ecuador. 39-50.
- Morrow JE, Morrow TA. 1999. Geographic variation in fluted projectile points: a hemisphere perspective. *American Antiquity* 64(2):215-230.
- Mundford D, Zanini MC, Neves WA. 1995. Human cranial variation in South America: implications for the settlement of the New World. *Brazilian Journal of Genetics* 18:673-688.
- Nami H. 2013. Archaeology, paleoindian research and lithic technology in the Middle Negro River, Central Uruguay. *Archaeological Discovery* 1: 1–22
- Neves WA, González-José R, Hubbe M, Kipins R, Araujo AG, Blasi A. 2004. Early Holocene human skeletal remains from Cerca Grande, Lagoa Santa, Central Brazil, and the origins of the first Americans. *World Archaeology* 36: 479-501.
- Neves WA, Pucciarelli HM. 1989. Extra-continental biological relationships of early American human remains: a multivariate analysis. *Ciência e Cultura* 41:586-575.
- Neves WA, Pucciarelli HM. 1991. Morphological affinities of the first Americans: an exploratory analysis based on early South American human remains. *Journal of Human Evolution* 21:261-273.
- Neves WA, Pucciarelli HM. 1998. The Zhoukoudian Upper Cave skull as seen from the Americas. *Journal of Human Evolution* 34:219-222.

- Neves WA, Hubbe M. 2005. Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa, Brazil: implications for the settlement of the New World. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102(51): 18309-18314.
- Neves, W, Powell J, Ozolins E. 1999. Extra-Continental Morphological Affinities of Pali Aike, Southern Chile. *Interciencia* 24:258-63.
- Neves WA, Hubbe M, Correal G. 2007. Human skeletal remains from Sabana de Bogotá, Colombia: A case of Paleoamerican morphology late survival in South América?. *American Journal of Physical Anthropology* 130: 1080-1098.
- Neves WA, Mundford D, Zanini CM, Pucciarelli HM. 1999. Cranial morphological variation in South America and colonization of the New World: Towards a four migration model?. *Ciência e Cultura* 51:151-165.
- Neves WA, Prous A, González-José R, Kipnis R, Powell J. 2003. Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: implications for the settlement of the New World. *Journal of Human Evolution* 45: 19-42.
- Nichol C. R, Turner II C. G. 1986. Intra and inter-observer concordance in classifying dental morphology. *American Journal of Physical Anthropology* 69:299-315,
- Nieuwenhuis, C.J., 1998. Unattractive but effective: unretouched pointed flakes as projectile points? A closer look at the Abriense and Tequendamiense artefacts. En Plew, M.G. (Eds). *Explorations in American Archaeology. Essays in Honor of Wesley R. Hurt*. University Press of America, Lanham, pp. 133e163.
- Nieuwenhuis, C.J. 2002. *Traces on Tropical Tools: A Functional Study of Chert Artifacts from Preceramic Sites in Colombia*. PhD thesis from Leiden University. Archaeological Studies Leiden University No. 9. Faculty of Archaeology, University of Leiden, Leiden.
- Nikita E. 2015. A critical review of the Mean Measure of Divergence and Mahalanobis distances using artificial data and new approaches to the estimation of biodistances employing nonmetric traits. *American Journal of Physical Anthropology*. DOI: 10.1002/ajpa.22708
- Nikita E, Mattingly D, Lahr M. 2012. Sahara: Barrier or corridor? Nonmetric cranial traits and biological affinities of North African late Holocene populations *American Journal of Physical Anthropology* 147:280-292.
- Noback ML, Harvati K, Spoor F. 2011. Climate-related variation of the human nasal cavity. *American Journal of Physical Anthropology* 145 (4): 599-614.
- Noback ML, Harvati K. 2015. The contribution of subsistence to global human cranial variation. *Journal of Human Evolution* 80: 34-50.
- Núñez L, Varela J, Casamiquela R, Vuillagran C. 1994. Reconstrucción multidisciplinaria de la ocupación prehistórica de Quereo, Centro de Chile. *Latin American Antiquity* 5: 99-118
- Oppenheimer S. 2012. Out-of-Africa, the peopling of continents and islands: tracing uniparental gene trees across the map. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 19. 367: 770-784.
- Oliver JR, Alexander CS. 2003. Ocupaciones humanas del Pleistoceno terminal en el occidente de Venezuela. *Maguare* 17, 83-246.

- Orrantia JC. 1997. Potreroalto: informe preliminar sobre un sitio temprano en la Sabana de Bogotá. *Revista de Antropología y Arqueología*. 9(1-2): 181-184.
- O'Rourke D, Raff J. 2010. The human genetic history of the Americas: the final frontier. *Current Biology* 20:202-207.
- Otero H, Santos G. 2002. Aprovechamiento de recursos y estrategias de movilidad de los grupos cazadores-recolectores holocénicos del valle medio del Magdalena, Colombia. *Boletín de Antropología* 16: 100-134.
- Owsley DW, R. Jantz. 1999. Databases for Paleoamerican Skeletal Biology Research. In Who Were the First Americans? En R. Bonnicksen (Ed). *Proceedings of the 58th Annual Biology Colloquium*. Oregon State University, Center for the Study of the First Americans, Corvallis. p 79-96.
- Owsley D, Jodry M, Stafford T, Haynes V, Stanford. 2010. *Arch Lake Woman. Physical anthropology and Geoarchaeology*. Peopling of the Americas Publication. Center for the Study of the First Americans. Texas A&M University.
- Paunero, R., 2003. The Cerro Tres Tetras (C3T) locality in the Central Plateau of Santa Cruz, Argentina. En Miotti, L., Salemme, M., Flegenheimer, N. (Eds). *From Where the South Winds Blows: Ancient Evidence for Paleo South Americans*. Center for the Study of the First Americans, Texas A&M University Press, Texas, College Station, p 133-140.
- Pena SDJ, Santos FR, Bianchi NO, Bravi CM; Carnese Fr et al, 1995. A major founder Y-chromosome haplotype in Amerindians. *Nature Genetics* 11:15-16.
- Perez SI, Monteiro L. 2009. Non-random factors in modern human morphological diversification: a study of craniofacial variation in southern South American populations. *Evolution* 63:978-993.
- Perez SI, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN. 2010 Spatial regression techniques for inter-population data: studying the relationships between morphological and environmental variation. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 237-248.
- Perez I, Bernal V, Gonzalez P, Sardi M, Polito G. 2009. Discrepancy between cranial and DNA data of early Americans implications for American peopling. *PLOS ONE* 4(5):e5746.
- Perez SI, Lema V, Felizola Diniz-Filho JA, Bernal V, Gonzalez, PN Gobbo D, Pucciarelli HM. 2011. The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: an approach based on spatial regression and divergence rate tests. *Journal of Biogeography* 38: 148-163.
- Pietrusewsky M. 2008. Metric analysis of skeletal remains: methods and applications. En Katzenberg, M.A. and S.R. Saunders (Eds). *Biological Anthropology of the Human Skeleton, Second Edition*. New York: Wiley-Liss. p 487-532.
- Pinto M. 2003. *Galindo, un sitio a cielo abierto de cazadores-recolectores en la Sabana de Bogotá*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá.
- Piperno, D., Pearsall, D., 1998. *The Origins of Agriculture in the Lowland Neotropics*. Academic Press, San Diego.

- Pitblado B. 2011. A Tale of Two Migrations: Reconciling Recent Biological and Archaeological Evidence for the Pleistocene Peopling of the Americas. *Journal of Archaeological Research* 19: 327-3775.
- Politis, G. 1991. Fisttail projectile points in the southern cone of South America: an overview. En A. L. Bryan (Ed) *New evidence for the Pleistocene peopling of the Americas*. Center for the study of early man. University of Maine at Orono. p 287-301.
- Politis G, Prates L, Perez I. 2009. El poblamiento de América. Arqueología y bioantropología de los primeros americanos. Colección Ciencia Joven. Eudeba.
- Politis, G., G. Barrientos, and T. Stafford Jr. 2011. Revisiting Ameghino: New 14C Dates from Ancient Human Skeletons from the Argentine Pampas En D.Vialou (Ed). *Peuplements et préhistoire en Amériques*. Éditions du Comité des travaux historiques et scientifiques, Paris. p 43-53.
- Powell J. 1993. Dental evidence for the peopling of the New World: some methodological considerations. *Human Biology* 65: 799-819.
- Powell J. 1995. *Dental variation and population affinity among Mid Holocene populations from North America*. Phd Dissertation. Department of Anthropology. Texas A&M University.
- Powell JF, Rose J. *Report on the osteological assessment of the "Kennewick Man" Skeleton*. NPS Kennewick Program. Acceso noviembre 2011.
- Powell JF. 1998. Variação dentária nas Américas: Uma visão alternativa. *Revista USP* 34:82-95.
- Powell J, Neves WA. 1999. Craniofacial morphology of the first Americans: patterns and process in the peopling of the New World. *Yearbook of Physical Anthropology* 42:153-188.
- Prates L, Politis G, Steele J. 2013. Radiocarbon chronology of the early human occupation of Argentina. *Quaternary International* 301:104-122.
- Prous, A., Fogaça, E., 1999. Archaeology of the Pleistocene-Holocene boundary in Brazil. *Quaternary International* 53/54, 21e44.
- Pucciarelli HM, Sardi ML, Jiménez López JC, Sanchez CS. 2003. Early peopling and evolutionary diversification in the Americas. En Miotti LM, Salemme M.C (Eds). *South America: Long and winding roads of the first Americans at the Pleistocene/Holocene transition*. *Quaternary International* 109-110: 123-132.
- Pucciarelli HM., Neves WA, González-José R, Sardi M, Ramirez-Rozzi F, Struck A, Bonilla MY. 2006. East-West cranial differentiation in pre-Columbian human populations of South America. *Homo* 57: 133-150.
- Pucciarelli HM, González-José R, Neves WA, Sardi M, Ramirez-Rozzi F. 2008. East-West cranial differentiation in pre-Columbian populations from Central and North America. *Journal of Human Evolution* 54: 296-308.
- Pucciarelli HM, Perez SI, Politis G. 2010. Early Holocene human remains from the Argentinean Pampas: Additional evidence for distinctive cranial morphology of early South Americans. *American Journal of Physical Anthropology* 143:298-305.

- R Core Team. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rabasa J, Ponce F. 2013. The Heinrich and Dansgaard-Oeschger climatic events during Marine Isotopic Stage 3: Searching for appropriate times for human colonization of the Americas. *Quaternary International* 299: 94-105.
- Radlanski R. 1998. Micromorphological features of human dental enamel. En K. Alt, F. Rösing, Tescler-Nicola M (Eds). *Dental anthropology. Fundamentals, limits and prospects*. Springer Wien New York. 129-146.
- Raghavan M, Skoglund P, Graf K, Metspalu M, Albrechtsen I, Rasmussen S. *et al.* 2014. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. *Nature* 505:87-91
- Ramirez-Rozzi F, Sardi M. 2010. Diversity among African Pygmies. *PLOS ONE* 10:E13620.
- Rangel JE. 1995. *Colombia Diversidad Biótica I*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Santa Fé de Bogotá.
- Rangel JE. 1997. *Colombia Diversidad Biótica II*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Santa Fé de Bogotá.
- Rangel TF, Diniz-Filho JAF, Bini LM. 2010. SAM: A comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography* 33:46–50.
- Rasmussen M, Li Y, Lindgreen, Pedersen J, Albrechtsen A *et al.* 2010. Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo. *Nature* 463: 757-762
- Rasmussen M, Anzick S, Waters M, Skoglund P, De Giorgio, Stafford T. *et al.* 2014. The genome of a Late Pleistocene human from a Clovis burial site in western Montana. *Nature* 506: 225-229.
- Ray N, Wegmann D, Fagundes NJ, Wang S, Ruiz-Linares A, Excoffier L. 2010. A statistical evaluation of models for the initial settlement of the American continent emphasizes the importance of gene flow with Asia. *Molecular Biology and Evolution*. 27:337-345.
- Reich D, Patterson N, Campbell D, Tandon A, Mazieres S, Ray N, *et al.* 2012. Reconstructing Native American population history. *Nature* 488:370-374.
- Reichel-Dolmatoff, G. 1965. *Colombia Ancient Peoples and Places*. Thames and Hudson, London.
- Reichel-Dolmatoff, G. 1997. *Arqueología de Colombia: Un Texto Introductorio*. Presidencia de la República, Bogotá
- Richtsmeier JT, DeLeon VB, Lele SR. 2002. The promise of geometric morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology* 45:63-91.
- Relethford JH. 1991. Reply to Konigsberg: “An historical note on the *t*-test for differences in sexual dimorphism between populations”. *American Journal of Physical Anthropology*, 84: 96-97.
- Relethford JH. 1994. Craniometric variation among modern human populations *American Journal of Physical Anthropology* 95:53-62.

- Relethford JH. 2002. Apportionment of global human genetic diversity based on craniometrics and skin color. *American Journal of Physical Anthropology* 118:393-398.
- Relethford JH. 2004. Global patterns of isolation by distance based on genetic and morphological data. *Human Biology* 76: 499-513
- Relethford JH. 2008. Geostatistics and spatial analysis in biological anthropology. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 136 (1): 1-10.
- Relethford JH. 2010. Population-specific deviation of global human craniometric variation from a neutral model. *American Journal of Physical Anthropology* 142: 105-111.
- Relethford JH, Blangero J. 1990. Detection of differential gene flow from patterns of quantitative variation. *Human Biology* 65:5-25.
- Relethford, JH., Lees, FC. 1982. The use of quantitative traits in the study of human population structure. *Yearbook of Physical Anthropology* 25:113-13
- Relethford JH, Harpending HC. 1994. Craniometric variation, genetic theory and modern human origins. *American Journal of Physical Anthropology*. 95:249-270.
- Relethford J, Crawford M, Blangero, J. 1997. Genetic Drift and Gene Flow in Post-famine Ireland. *Human Biology* 69: 443-465.
- Rizk O, Grieco T, Holmes M, L Hlusko. 2013. Using geometric morphometrics to study the mechanisms that pattern primate dental variation. En G.R. Scott, Irish JD (Eds). *Anthropological Perspectives on Tooth Morphology: Genetics, Evolution, Variation*. Cambridge University Press. 126-169.
- Rivet, Paul 1943. *Los orígenes del hombre americano*. México: Ediciones Cuadernos Americanos
- Rodas MC. 1997. *Análisis genético molecular de los haplogrupos fundadores del DNA mitocondrial en América, en poblaciones colombianas*. M.Sc Tesis. Instituto de Genética Humana, Universidad Javeriana, Bogotá.
- Rodríguez Cuenca JV. 1983. *Etnogénesis y culturas antiguas de la población aborigen de los Andes Septentrionales*. Ph.D Disertación. Instituto de Etnografía y Antropología. Academia de Ciencias URSS.
- Rodríguez Cuenca JV. 1995. Características físicas de la población prehispánica de la Cordillera Oriental: implicaciones etnogenéticas. *Maguaré* 8:7-45.
- Rodríguez Cuenca JV. 1999. *Los Chibchas: pobladores antiguos de los Andes Orientales. Adaptaciones bioculturales*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá.
- Rodríguez Cuenca JV. 2001. Craneometría de la población prehispánica de los Andes Orientales de Colombia: diversidad, adaptación y etnogénesis. Implicaciones para el poblamiento Americano. En Rodríguez JV(Ed). *Los Chibchas*. Universidad Nacional de Colombia
- Rodríguez Cuenca JV. 2005. *Pueblos, rituales y condiciones de vida prehispánicas en el Valle del Cauca*. Editorial Universidad Nacional de Colombia.
- Rodríguez Cuenca JV. 2007. La diversidad poblacional de Colombia en el tiempo y en el espacio: estudio craneométrico. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*. Vol XXXI (120): 321-346.

- Rodríguez Cuenca JV. 2014. Variación dental y craneométrica en poblaciones colombianas actuales y antiguas. XIII. *Congreso de la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica*. Santiago de Chile.
- Rodríguez Cuenca JV, Blanco S, Botero PJ. 2005. *Comunidad prehispánica de El Cerrito, Valle del Cauca. Medio ambiente, prácticas funerarias y condiciones de vida*. Editorial Universidad Nacional de Colombia.
- Rodríguez Cuenca JV, Cifuentes A. 2005. Un yacimiento formativo ritual en el entorno de la antigua laguna de La Herrera, Madrid, Cundinamarca. *Maguaré*: 19: 103-131
- Rodríguez Cuenca JV, Vargas C. 2010. Evolución y tamaño dental en poblaciones humanas de Colombia. *REV. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 34 (133): 423-439.
- Rodríguez CA. 2002. *El Valle del Cauca prehispánico*. Universidad del Valle. Fundación Taraxacum.
- Rodríguez CA, Rodríguez JV, Cuenca A, Rey FF. 1994. Datos recientes sobre el hombre y la cultura de Guacarí antes que llegaran los conquistadores españoles. *Cespedesia* 20 (64-65): 171-186.
- Rodríguez Flores CD, Colantonio S. 2013. Tumbas, dientes y cultura: 2.500 años de microevolución y los orígenes de las sociedades prehispánicas en la región arqueológica calima de Colombia, Sur América. *Antropo* 30: 13-32.
- Rodríguez Flores CD, Colantonio S. 2015. Biological affinities and regional micro-evolution among prehispanic communities of Colombia's northern Andes. *Anthropologischer Anzeiger*. Doi <http://dx.doi.org/10.1127/anthranz/2015/0454>.
- Rohlf, James. 2010a. TPSDig2. version 2.16. Department of Ecology and Evolution, State University. Stony Brook, New York.
- Rohlf, James. 2010b. TPSUtil. version 1.46. Department of Ecology and Evolution, State University. Stony Brook, New York.
- Rohlf, James. 2010c. TPSRelw version 1.49. Department of Ecology and Evolution, State University. Stony Brook, New York.
- Roosvelt AC, Lima M, Lopes C, Michab M, Mercier N, Valladas H. *et al.* 1996. Paleoindian cave dwellers in the Amazon: the peopling of the Americas. *Science*. 272: 373-384.
- Roseman CC. 2004 Detection of interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA of the United States of America*, 101 (35): 12824-12829.
- Roseman CC, Weaver TD. 2004. Multivariate apportionment of global human craniometric diversity. *American Journal of Physical Anthropology* 125:257–263.
- Roseman CC, Weaver TD. 2007 Molecules versus morphology? Not for the human cranium. *Bioessays* 29: 1185–1188.
- Rosenberg, Michael y Corey Anderson. 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2:229-232.
- Rothhammer F, Dillehay TD 2009. The late Pleistocene colonization of South America: An interdisciplinary perspective. *Annals of Human Genetics* 73: 540–549

- Rubin, D., 1987. *Multiple imputation for nonresponse in surveys*. John Wiley, New York
- Ruiz-Linares A, Ortiz-Barrientos D, Figueroa M, Mesa N, Múnera J, Bedoya G. *et al.* 1999. Microsatellites provide evidence for Y chromosome diversity among the founders of the New World. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96:6312-6317.
- Sachetti A. 1988. Craneometría arcaica de Colombia en la dinámica taxológica sudamericana. *Revista Española de Antropología Americana* XVIII. 159-224.
- Salgado, H., 1988-1990. Asentamientos precerámicos en el alto y medio río Calima, Cordillera Occidental de Colombia. *Cespedesia* 16-17 (57-58):139-162.
- Salgado, H., 1998. *Exploraciones Arqueológicas en la Cordillera Central Ronces valles Tolima*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales, Banco de la República, Bogotá. Universidad del Tolima, Fondo Mixto de Cultura del Tolima, Bogotá.
- Salemme M, Miotti L. 2008. Archaeological hunter- gatherer landscapes since latest Pleistocene in Fuego- Patagonia. *Developments in Quaternary Science* 11: 437-483.
- Sandweiss D, Macinnis H, Burger R, Cano A, Ojeda B, Paredes E, Sandweiss MC. *et al.* 1998. Quebrada Jaguay: Early South American Maritime Adaptations. *Science*. 281: 1830-1832.
- Santos, G., 2010. *Diez Mil Años de Ocupaciones Humanas en Envigado Antioquia. El Sitio La Morena*. Alcaldía de Envigado, Envigado.
- Sardi M, Novellino PS, HM Pucciarelli. 2006. Craniofacial morphology in the Argentine center-west: consequences of the transition to food production. *American Journal of Physical Anthropology* 130: 333-344.
- Sardi M, Ramirez-Rossi F, González-José R, Pucciarelli HM. 2005. South Amerindian craniofacial morphology: diversity and implications for Amerindian evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 128:147-156.
- Schillaci MA, ME Schillaci. 2009. Estimating the probability that the sample mean is within a desired fraction of the standard deviation of the true mean. *Journal of Human Evolution* 56: 134-138.
- Schillaci MA, Froehlich JW. 2001. Nonhuman primate hybridization and the taxonomic status of Neanderthals. *American Journal of Physical Anthropology* 115:157-166.
- Schafer JL. 1997. *Analysis of incomplete multivariate data*. London: Chapman & Hall.
- Schafer, JL., 1999. NORM: *Multiple imputation of incomplete multivariate data under a normal model, version 2.03*. Software for Windows 95/98/NT. <http://www.stat.psu.edu/~jls/misoftwa.html>.
- Schroeder KB, Jakobsson M, Crawford MH, Schurr TG, Boca SM, *et al.* 2009. Haplotypic background of a private allele at high frequency in the Americas. *Molecular Biology and Evolution* 26: 995-1016
- Schurr TG. 2004. The peopling of the New World: perspectives from molecular anthropology. *Annual Review of Anthropology* 33: 551-583.

- Schurr TG, Ballinger SW, Gan Y-Y, Jodge JA, Merriwether DA, et al 1990. Amerindian mitochondrial DNAs have rare Asian variants at high frequencies, suggesting they derived from four primary maternal lineages *American Journal of Human Genetics* 46:613-623.
- Scott EC. 1979. Dental wear scoring technique. *American Journal of Physical Anthropology*, 51:213-218.
- Scott EC. 1979. Principal axis of dental attrition data. *American Journal of Physical Anthropology* 59: 203-212.
- Scott RG. 1980. Populations variation of Carabelli's trait. *Human Biology* 52:63-78
- Scott R.G y Turner C.G II. 1997. The anthropology of modern human teeth: dental morphology and its variation in recent human populations. Cambridge, Cambridge University Press.
- Scott R.G, Anta A, Schomberg R, De La Rúa C. 2013. Basque dental morphology and the "Eurodont" dental pattern. En Irish J, Scott G (eds). *Anthropological Perspectives on Tooth Morphology: Genetics, Evolution, Variation*. Cambridge University Press.
- Schlager S, 2014. *Morpho package*. <http://cran.r-project.org/web/packages/Morpho/Morpho.pdf>
- Silva Celis E. 1943. Excavación arqueológica en Soacha. Informe Inédito.
- A Silva, I Briceño, JBurgos, DTorres, V Villegas, A Gómez, J Bernal, y J VRodríguez. 2008. "Análisis de ADN mitocondrial en una muestra de restos óseos arcaicos del periodo Herrera en la sabana de Bogotá. *Biomédica*. 28: 569-577.
- Seguchi N, Mckeown, Schmidt K, Umeda H, Brace C. 2010. An alternative view of the peopling of South America: Lagoa Santa in craniometric perspective. *Anthropological Sciences*. DOI: 10.1537/ase090921
- Skoglund P, Malmström H, Omrak A, Raghavan M, Valdiosera C, Günther T, hall P, Tambets K, Sjögren K, Apel J, Willersev E, Storá J, Göterström A, Jakobsson M. 2014. Genomic diversity and admixture differs for Stone-Age Scandinavian foragers and farmers. *Science* 344:747-750.
- Slice D. 2005. Modern morphometrics. En Slice D (Ed). *Modern morphometrics in physical anthropology*. Kluwer Academic/Plenun Publishers. p 1-46.
- Slimak L, Svendsen J, Manguerud J., et al. 2011. Late Mousterian Persistence near the Arctic Circle. *Science* 332: 841-844.
- Smith BH. 1984. Patterns of molar wear in hunter-gatherers and agriculturalist. *American Journal of Physical Anthropology* 63: 39-53
- Smith P. E L. 1966. *Le Solutreen en France*. Bordeaux: Delmas.
- Smith HF. 2009. Which cranial regions reflect molecular distances reliably in humans? Evidence from three-dimensional morphology. *American Journal of Human Biology* 21:36-47.
- Smith HF. 2011. The role of genetic drift in shaping modern human cranial evolution: a test using microevolutionary modeling. *International Journal of Evolutionary Biology* 145262:1-11.

- Smouse PE, Long JC, Sokal RR. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel Test of matrix correspondence. *Systematics Zoology* 35:627–632.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Madrid: H. Blume Ediciones.
- Sokal RR, Oden NL, Walker J. 1997. Using distance matrices to choose between competing theories and an applicatonto the origin of modern humans. *Journal of Human Evolution*, 32: 501-522
- Starikoscava YB, Sukernik RI, Schurr TG, Kongelnik AM, Wallace DC. 1998. Mitochondrial DNA diversity in Chukchy and Siberian Eskimos: implications for genetic prehistory of Ancient Beringia. *American Journal of Human Genetics* 63: 1473-1491.
- Steadman D. 2001. Mississipians in Motion? A Population Genetic Analysis of Interregional Gene Flow in Western-Central Illinois. . *American Journal of Physical Anthropology* 114: 61-78.
- Stegmann Jr, AT. 1972. Cold response, body form, and craniofacial shape in two racial groups of Hawaii. . *American Journal of Physical Anthropology* 37: 193-221.
- Stanford, D. and Bradley, B. 2002. Ocean trails and prairie paths? Thoughts about Clovis origins. En N. Jablonsk (Ed). *The First Americans: The Pleistocene Colonization of the New World*. Memoirs of the California Academy of Sciences. p 255-71.
- Steele DG, Powell JF. 1992. The peopling of the Americas: the paleobiological evidence. *Human Biology* 63: 301-336.
- Steele DG, Powell JF. 1998. Historical review of the skeletal evidence for the peopling of the Americas. *Paper presented at the Society of American Archaeology*
- Steele DG, Powell JF. 2002. Facing the past: a view of the North American human fossil record. En Jablonski NG (editor). *The first Americans: the Pleistocene colonization of the New World*. California Academy of Sciences. San Francisco. p 93-122.
- Steele J, Politis G., 2009. AMS ¹⁴C dating of early human occupation of southern South America. *Journal of Archaeological Science* 36:419-429.
- Stojanowski C, K Johnson. 2015. Observer error, dental wear, and the inference of New World sundadonty. *American Journal of Physical anthropology*.156:349-362.
- Stojanowski C, Johnson M, Duncan W. 2013a. Geographic patterns of early Holocene New World dental morphological variation. *Dental Anthropology*. 26: 7-15.
- Stojanowski C, Johnson M, Duncan W. 2013b. Sinodonty and beyond: Hemispheric, regional and intracemetery approaches to studying dental morphological variation in the New World. En Scott GR, Irish JD (Eds). *Anthropological Perspectives on Tooth Morphology: Genetics, Evolution, Variation*. Cambridge: Cambridge University Press. 408-452.
- Stohert K. 1986. 1985 The Preceramic Las Vegas Culture of Coastal Ecuador. *American Antiquity* 50:613-637
- Stohert K, Piperno D, Andres. 2003. Terminal Pleistocene/Early Holocene Human Adaptations in Coastal Ecuador: The Las Vegas Evidence. *Quaternary International* 109-111:23-43.

- Strauss A, Hubbe M. 2010. Craniometric Similarities Within and between Human Populations in Comparison with Neutral Genetic Data. *Human Biology* 82:315-330.
- Straus, L. G. 2000. Solutrean settlement of North America? A review of reality. *American Antiquity* 65: 219-26
- Straus, L. G, Meltzer D, Goebel T. 2005. Ice Age Atlantis? Exploring the Solutrean-Clovis 'Connection'. *World Archaeology* 37: 507-535.
- Stuiver M, Polach H.1977. Discussion: reporting of ¹⁴C data. *Radiocarbon* 19: 355–363
- Surrovel T. 2003. Simulating coastal migration in New World colonization. *Current Anthropology* 484:580-591.
- Surovell T, Brantingham JP. 2007. A note on the use of temporal frequency distributions in the studies of prehistoric demography. *Journal of Archaeological Science*. 34, 1868-1877.
- Sutter R. 2005. The prehistoric peopling of South America as inferred from epigenetic dental traits. *Andean Past* 7:183-217.
- Sutter R. 2006. Colonization vs. demic expansion in the Azapa Valley, Chile: Reply to Rothhammer et al. . *American Journal of Physical Anthropology* 131: 457-459.
- Sutter R, Mertz L. 2004. Nonmetric trait variation and prehistoric bicultural change in the Azapa, Valley Chile. . *American Journal of Physical Anthropology* 121:130-145.
- Sutter R, Verano J. 2007. Biodistance analysis of the Moche sacrificial victims from Huaca de la Luna plaza 3C: Matrix method test of their origins. *American Journal of Physical Anthropology*. 132:193-206.
- Surovell T. 2009. *Toward a behavioral ecology of lithic technology: cases from Paleoindian archaeology*. The University of Arizona Press. Tucson AZ.
- Szathmary E. 1986. Comment to Greeberg et al. *Current Anthropology* 27: 490.
- Tamm E, Kivisild T, Reidla M, Metspalu M, Smith DG, et al. 2007. Beringian Standstill and Spread of Native American Founders. *PLOS ONE* 2(9): e829.
- Therrien M, Enciso B. 1991. Una re-investigación arqueológica en la Sabana de Bogotá. *Boletín del Museo del Oro*. 31: 130-131. Banco de la República.
- Thomas DH. 1983. *The Archaeology of Monitor Valley: 1. Epistemology*. Nueva York, Anthropological Papers of the American Museum of Natural History 58 (Part 1).
- Tarazona-Santos, E., D. R. Carvalho-Silva, D. Pettener *et al*. 2001. Genetic differentiation in South Amerindians is related to environmental and cultural diversity: Evidence from the Y chromosome. *American Journal of Human Genetics* 68:1485–1496.
- Torres-Rouff C. 2007. La deformación craneana es San Pedro de Atacama. *Estudios Atacameños* 33: 25-38.
- Torres MM, Bravi CM, Bortolini MC, Duque C, Callegari-Jacques S, Ortiz D, Bedoya G. *et al*. 2006. A revertant of the major founder Native American haplogroup C common in populations from Northern South America. *American Journal of Human Biology* 18: 59-65.

- Torroni A, Schurr TG, Yang CC, Szathmary EJE, Williams RC, Schanfield MS, Troup GA, Knowler WC, Lawrence DN. 1992. Native American mitochondrial DNA analysis indicates that the Amerind and the Nadene populations were founded by two independent migrations. *American Journal of Human Genetics* 130:153–162.
- Turner CG II, Scott R. 2007. The dentition of American Indians: evolutionary results and demographic implications following colonization from Siberia. En Henke W, Hardt T, Tattersall I (Eds). *Handbook of Paleoanthropology*. Springer.
- Turner CG II. 1992. New World Origins: new search from the Americas and Soviet Union. En Stanford D, Niwot D (Eds). *Ice age hunter of the Rockies*. University press of Colorado p 7-50.
- Turner CG II. 1990. Major features of Sundadonty and Sindonty, including suggestions about East Asian microevolution, population history, and Late Pleistocene relationships with Australian aboriginals. *American Journal of Physical Anthropology* 82:295-317.
- Turner CG II 1987 Late Pleistocene and Holocene population history of East Asia based on dental variation. *American Journal of Physical Anthropology* 73: 305-321.
- Turner CG II. 1986. The first Americans: the dental evidence. *National Geographic Research Reports* 2(1): 37-46.
- Turner CG II. 1985. Dental search for Native American origins. En Kirk R, Szthmáry E (Eds). *Out Asia: Peopling of the Americas and the Pacific*. Canberra. *Journal of Pacific History*. p. 31-78.
- Turner CG II. 1983. Dental evidence for the peopling of the Americas. En Shutler R (Ed). *Early man in the New World*. Sage Publications. p 147-157.
- Turner, CG., Nichol, C., and R Scott. 1991 Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: The Arizona State University Dental Anthropology System. En Kelley, M., CS. Larsen (Eds) *Advances in Dental Anthropology*. New York: Willey-Liss. P 13-31
- Tyrell A, Chamberlain A. 1998. Nonmetric trait evidence for modern human affinities and the distinctiveness of Neanderthals. *Journal of Human Evolution* 34:549-554.
- Usme-Romero S, Alonso M, Hernández-Cuervo H, Yunis E, Yunis J. 2013. Genetic differences between Chibcha and Non-Chibcha speaking tribes based on mitochondrial DNA (mtDNA) haplogroups from 21 Amerindian tribes from Colombia. *Genetics and Molecular Biology* 36(2): 149–157.
- van der Hammen T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1: 3–26.
- van der Hammen T, González E. 1960. Upper Pleistocene and Holocene climate and vegetation of the Sabana de Bogotá (Colombia, South America). *Liedse Geologische Mededelingen* 25: 61-315.
- van der Hammen, T., Hooghiemstra, H., 1995 The El Abra stadial, a Younger Dryas equivalent in Colombia. *Quaternary Sciences Review*. 14, 841-851.
- van der Hammen T, Correal G., 1992. El hombre prehistórico en la Sabana de Bogotá: datos para una prehistoria ecológica. En van der Hammen, T (Ed). *Historia, ecología y Vegetación*. Banco Popular.

- van der Hammen T, Barelds TJ, de Jong H, de Veer AA. 1980. Glacial sequence and environmental history in the Sierra Nevada del Cocuy Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 32: 247–340.
- Van Geel B, Raspopov OM, Renssen H, Van der Plicht J, Dergachev VA, Meijer HAJ. 1999. The role of solar forcing upon climate change. *Quaternary Science Reviews*. 18: 331–338.
- Van Vark GN. 1984. On the determination of hominin affinities. En van Vark G, WW Howells (Eds). *Multivariate statistical methods in physical anthropology*. Dordrecht:Reidel. p 323-349.
- Van Vark GN, Schaafsma W. 1992. Advances in the quantitative analysis of skeletal morphology. En S. Saunders y M. Katzenberg (Eds). *Skeletal Biology of the Past Peoples: Research Methods*. Willey- Liss, New York. 225-257.
- Vargas C. 2010. *Morfología dental y odontometría de poblaciones de Colombia*. Buenos Aires, Tesis Doctoral, Facultad de Odontología Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Vargas C. 2014. Odontometría y patología oral de poblaciones prehistóricas de Colombia. XIII. *Congreso de la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica*. Santiago de Chile.
- Vélez, M., Hooghiemstra, H., Metcalfe, S., Willie, M., Berrío, J., 2006. Late Glacial and Holocene environmental and climatic changes from a limnological transects through Colombia, northern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 234,81-96.
- Vialou, A., 2005. *A Pré-história do Mato Grosso*, vol. 1. Santa Elina, Edusp, São Paulo.
- Volodko N, Starikovskaya E, Mazunin I, Eltsov N, Naidenko P, Wallace D, Sukernik, R. 2008. Mitochondrial Genome Diversity in Arctic Siberians, with Particular Reference to the Evolutionary History of Beringia and Pleistocenic Peopling of the Americas. *American Journal of Human Genetics* May 9, 2008; 82(5): 1084–1100.
- von Cramon-Tabaudel N. 2009a. Revisiting the homoiology hypothesis: the impact of phenotypic plasticity on the reconstruction of human population history from craniometric data. *Journal of Human Evolution* 57: 179-190
- von Cramon-Tabaudel N. 2009b. Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *American Journal of Physical Anthropology* 140: 205-215.
- von Cramon-Tabaudel N. 2014. Evolutionary insights into global patterns of human cranial diversity: population history, climatic and dietary effects. *Journal of Anthropological Sciences* 91: 1-36.
- von Cramon-Taubadel N, Lycett SJ. 2008. Brief communication: human cranial variation fits iterative founder effect model with African origin. . *American Journal of Physical Anthropology* 136: 108–113.
- von Cramon-Tabaudel N, Weaver TD, 2009. Insights from a quantitative genetic approach to human morphological evolution. *Evolutionary Anthropology*, 18: 237-240.
- Waddle DM, Sokal RR, Rudan P. 1998. Factors affecting population variation in eastern Adriatic isolates (Croatia). *Human Biology* 70:845–864.

- Walker M, Berkelhammer M, Björk S, Cwynar L, Fisher A, Long A, Lowe J, Newham R, Rasmussen S, Weis H. 2012. Formal subdivision of the Holocene series/epoch: a discussion paper by a working group of INTIMATE (integration of ice-core, marine and terrestrial records and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy) (International Commission on Stratigraphy). *Journal of Quaternary Science* 27: 649-659.
- Wang S, Lewis C, Jakobsson M, Ramachandran S, Ray N, Bedoya G. *et al.* 2007. Genetic variation and population structure in Native Americans. *PLOS GENETICS* 3(11): e185.
- Waters MR, Stafford TW. 2007. Redefining the age of Clovis: implications for the peopling of the Americas. *Science* 315:1122-1126.
- Waters MR, Stafford T, McDonald G, Gustafson C, Rasmussen M, Capellini E. *et al.* 2011. Pre-Clovis Mastodon Hunting 13,800 Years Ago at the Manis Site, Washington. *Science* 334:351-353.
- Weaver TD, Roseman CC, Stringer CB. 2007. Were Neandertal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift? *Journal of Human Evolution*, 53: 135-145.
- Weninger B, Jöris O, Danzeglocke U. 2003. *Cologne Radiocarbon Calibration & Palaeoclimate Research Package*. www.calpal.de. 09/25/03.
- White TD, Folkens PA. 2005. *The Human Bone Manual*. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Willie M, Negret JA, Hooghiemstra H. 2000. Paleoenvironmental history of the Popayan area since 27000 yr BP at Timbio, Southern Colombia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 109: 45-63.
- Willie M, Hooghiemstra H, Behling H, Van der Borg K, Negret AJ. 2001. Environmental change in the Colombian subandean forest belt from 8 pollen records: the last 50 kyr. *Vegetation History and Archaeobotany* 10: 61-77.
- Yunis J, Yunis E. 2013. Mitochondrial DNA (mtDNA) haplogroups in 1526 unrelated individuals from 11 Departments of Colombia. *Genetics and Molecular Biology* 36:329-335.
- Zagarra J, Castro F, Hernández F, Riaño C, Ruiz de Mafla E. 1995. *Aspectos odontológicos de las poblaciones indígenas y aisladas visitadas por la gran expedición humana*. Terrenos de la Gran Expedición Humana. Serie reportes de investigación No 10. Pontificia Universidad Javeriana.
- Zegura S, Karafet T, Shvortsovsky V, Hammer MF. 2004. High resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single recent entry of Native American Y chromosomes into the Americas. *Molecular Biology and Evolution* 21: 164-175.
- Zelditch, M, Donald S, David S, William F. 2012. *Geometric morphometrics for biologists*. Eds. Elsevier Academic Press, London.